


Princeton University Library
32101 074861772




Dei
Sub Numine
Viget



Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

46. Band

Mit 92 Abbildungen und 34 Kurven im Text und 24 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1923

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 2. Februar 1923.)

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 26. März 1923.)



Drittes Heft.

(Ausgegeben am 20. Juni 1923.)

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem.
Abteilung M. Hartmann.)

Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg.
I. Die Morphologie des Formwechsels.

Von
Karl Bělař.

(Hierzu Tafel 1—8 und 36 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

---

1. Einleitung.

Die Gesichtspunkte, die für die Wahl dieses Untersuchungsobjektes maßgebend waren, habe ich zwar schon in meiner vorläufigen Mitteilung kurz auseinandergesetzt, will sie aber der Vollständigkeit halber doch noch einmal anführen. Auf Anregung von Herrn Prof. HARTMANN sollte das Problem der Rhythmik des Formwechsels, welches bei tierischen Protisten bisher immer nur an Ciliaten untersucht worden war, einmal an einem neuen Objekt in Angriff genommen werden. Ein solcher Organismus muß nicht wenig Anforderungen genügen. 1. Daß der Formwechsel eine gewisse Mannigfaltigkeit aufweisen muß, daß also neben ungeschlechtlicher Fortpflanzung auch Befruchtungsvorgänge, Encystierung u. a. m. vorkommen müssen, ist eigentlich selbstverständlich. 2. Der betreffende Organismus soll womöglich einkernig sein, da bei Mehrkernigkeit Komplikationen eintreten können, wie z. B. bei den Infusorien. 3. muß man mit einem relativ großen Organismus operieren, da man sonst zu allen Manipulationen unverhältnismäßig viel Zeit braucht. 4. muß es ohne allzu große Schwierigkeiten möglich sein, die Kulturbedingungen längere Zeit hindurch möglichst konstant zu erhalten. HARTMANN's Versuchsobjekt *Eudorina elegans* entspricht zwar diesen Anforderungen, doch war es angesichts der Einwände, die den pflanzlichen Stoffwechsel dieser Form zum Anlaß nahmen, die allgemeine Tragweite der HARTMANN'schen Experimente einzuschränken, wünschenswert, noch eine fünfte Bedingung zu stellen: heterotrophe Ernährung von möglichster Konstanz. Bei solchen Anforderungen hat man nun nur die Wahl zwischen Foraminiferen und Heliozoen. *Actinophrys sol* entspricht allen oben gestellten Bedingungen; der einzige Nachteil, die autogame Befruchtung, bietet vielleicht andererseits die Möglichkeit, einem Problem, das bei der Wahl des Objektes nicht ins Auge gefaßt worden war, nämlich dem Sexualitätsproblem im engeren Sinne, näher zu treten.

Einen Organismus, mit dem man experimentieren will, muß man möglichst genau kennen, zumindest in denjenigen Lebenserscheinungen, die man kausal erforschen will [1]. Ein Überblick

[1]) Daß es nötig ist, diesen Satz, der in seiner Selbstverständlichkeit fast lächerlich wirkt, auszusprechen, zeigen die gesamten Arbeiten der JENNINGS'schen Schule über Thecamöben. Wie wenig da auf diese Forderung Rücksicht genommen wurde, zeigt (worauf bereits JOLLOS 1921 hingewiesen hat) eine der letzten Arbeiten HEGNER's. Dieser Autor hat sich der Mühe unterzogen, bei *Arcella* einige hundert

über die Literatur zeigt, daß der Formwechsel von *Actinophrys* nur ungenügend bekannt ist. Bisher haben sich vier Autoren damit beschäftigt: Schaudinn, Keysselitz, Distaso und v. Prowazek. Die vorläufige Mitteilung Schaudinn's ist nicht nur sehr knapp gehalten, sondern stellt auch die Befruchtung unrichtig dar; trotzdem enthält diese Arbeit noch das meiste Tatsachenmaterial und diente als Grundlage für alle Darstellungen in Lehrbüchern. Distaso schildert zwar die Verhältnisse in groben Umrissen vollkommen richtig, die Darstellung der feineren Details ist jedoch wertlos. Das Niveau seiner Arbeit brachte es auch mit sich, daß selbst der Punkt, in dem er Schaudinn mit Recht korrigiert, die Pädogamie von anderen Forschern (z. B. Doflein) nur mit aller Reserve aufgenommen wurde und daß auch nach dem Erscheinen seiner Arbeit in allen Lehrbüchern der Schaudinn'schen Darstellung der Vorzug gegeben wurde; aus demselben Grunde habe ich es auch unterlassen, im Folgenden zu dieser Arbeit Stellung zu nehmen. Keysselitz hat die Präparate Schaudinn's einer Nachprüfung unterzogen und seine Darstellung nur durch das Auffinden der II. Reifungsteilung (siehe jedoch den Anhang; sie war — allerdings erst nach Veröffentlichung seiner vorläufigen Mitteilung — schon von Schaudinn beobachtet worden) ergänzen können. S. v. Prowazek hat die Chromosomenverhältnisse in einem größeren Zusammenhang dargestellt, ohne über Schaudinn's Ergebnisse hinaus zu gelangen. Eine neuerliche Untersuchung schien daher angezeigt, um so mehr, als schon die erste Orientierung lohnende Resultate versprach.

2. Technisches.

Kultur. Das Ausgangsmaterial stammte aus Tümpeln im Tiergarten und Wasserbecken im Zoologischen Garten. *Actinophrys* ist dort im Frühjahr und Spätsommer stets, wenn auch nie in großen Mengen, anzutreffen. Als Kulturgefäße verwende ich für Massenkulturen sog. Boverischalen, ganz tiefe Uhrschalen mit etwas abgeflachtem Boden und abgeschliffenem Rand, ca. 5 cm im Durchmesser und 10 cm^3 Inhalt, wenn möglich aus Jenenser Glas; doch erwiesen sich auch solche aus gewöhnlichem besseren Glas (Fa. Geyer & Thinius, Berlin) als durchaus brauchbar. Als Deckel dienen

Messungen des Schalen- und Caryosomdurchmessers vorzunehmen und verwertet die gewonnenen Zahlen zur Aufstellung einer Chromatin-Cytoplasmarelation, ohne sich dafür zu interessieren, ob das Caryosom überhaupt Chromatin enthält (d. h. ob aus ihm Chromosomen entstehen), was bei *Arcella* nicht der Fall ist.

kreisrunde Glasplatten von etwas größerem Durchmesser, ohne Vaselinedichtung. Es muß besonders darauf geachtet werden, daß die Kulturflüssigkeit nie den Deckel berührt, da dieser oft aus Glas von zweifelhafter Herkunft besteht und an die Flüssigkeit Stoffe abgeben könnte. Für genau kontrollierte Einzelzuchten dienen hohlgeschliffene Objektträger aus 3 mm dickem Glas, der Raumersparnis halber zweckmäßig mit zwei möglichst tiefen Ausschliffen versehen. Doch sind auch die Boverischalen noch klein genug, um unter der Lupe (10—20fach) genau durchsucht werden zu können.

Bezüglich der Beeinflussung durch das Glas der Gefäße verhält sich *Actinophrys* genau so wie *Eudorina*; ich verweise auf die diesbezüglichen Ausführungen Hartmann's. Hier sei nur soviel gesagt, daß man bei Mißerfolgen im Kultivieren, beim Auftreten von Depressions- und Degenerationserscheinungen, sein Augenmerk nicht nur auf die Beschaffenheit von Nährlösung und Futterorganismen, sondern auch auf die der Kulturgefäße richten muß. Einmal als unbrauchbar befundene Schälchen oder Objektträger blieben es vielfach bei allen folgenden Kulturversuchen und mußten ausgeschaltet werden.

Zum Übertragen der Tiere aus einem Gefäß in andere dienen Pipetten: 5—10 cm lange Stücke Glasrohr von 5 mm Durchmesser, an einem Ende im Bunsenbrenner fein ausgezogen, und an der Stelle, wo sie den gewünschten Durchmesser (ca. 0,1 mm) aufweisen, mit einem Schreibdiamanten geritzt und abgebrochen, am anderen Ende mit einem kleinen Gummihütchen (der Gummi soll nicht zu dünn sein, sonst läßt sich der Fingerdruck zu wenig regulieren) versehen. Alle Glasgeräte müssen vor Gebrauch peinlichst zunächst in verdünnter Salzsäure und dann in tadellosem destilliertem Wasser ausgekocht werden.

Als Kulturmedium verwendete ich zuerst Teichwasser (Hundekehlensee) durch Berkefeldfilter filtriert, bin aber von dessen Gebrauch völlig abgekommen. Als vorläufig durchaus brauchbar erwies sich Knop'sche Nährlösung [1]) in den Konzentrationen von 0,1 bis 0,01 Proz., die Chemikalien (pro analysi) von Merck oder Kahlbaum, das destillierte Wasser kurz vor Gebrauch im Femel-Destillierapparat (Lautenschläger, Berlin) hergestellt. Die fertige Nährlösung wurde nie länger als 5 Tage verwendet, da sonst Chlorellenentwicklung in der Vorratsflasche eintritt und Mißerfolge zeitigt. Deshalb halte ich auch nie die fertige 1 proz. Stammlösung, sondern

[1]) 1 proz. Lösung: $MgSO_4 + 7\,H_2O$ 0,5 g, KNO_3 0,5 g, $Ca(NO_3)_2$ 2 g, KH_2PO_4 0,5 g, H_2O dest. 350 g. Alles zunächst einzeln lösen und nach Mischung (in der angegebenen Reihenfolge) eine Spur Fe_2Cl_6 (1 proz. Lösung) hinzufügen.

deren Bestandteile einzeln in Lösungen vorrätig. (0,1 proz. Lösung: je 1 cm³ KH_2PO_4 5 proz., $MgSO_4 + 7\,H_2O$ 5 proz., KNO_3 0,5 proz., $Ca(NO_3)_2$ 20 proz. + 346 cm³ H_2O). Andere Nährlösungen (nach BENECKE oder MOLISCH) erwiesen sich als un- oder weniger brauchbar, doch habe ich vor, bei weiterem Vorrücken der experimentellen Arbeit andere Salzgemische zu versuchen.

Als Futter [1]) diente *Gonium pectorale* O. F. MÜLL. und *Chlorogonium euchlorum* EHRENBERG, beide auf Knopagar (100 cm³ 0,05 proz. Knoplösung + 0,5—1 proz. Agar agar) in (allerdings nicht bakterienfreier) Reinkultur gezogen. Eine reichlichere Entwicklung als auf Knopagar erzielt man bei Verwendung von Torfagar nach F. v. WETTSTEIN [2]). Die Nährböden sind in Petrischalen ausgegossen und stehen an der „künstlichen Sonne" nach HARTMANN. *Gonium* wird für Massenkulturen, speziell für solche, in denen man die Pädogamie eintreten lassen will, *Chlorogonium* mehr für Einzelzuchten verwendet. *Gonium*-Kulturen sollen nicht älter als 3, *Chlorogonium*-Kulturen nicht älter als 2 Wochen sein; beide sind vom 5. Tage nach der Impfung (mit Öse und Glasspatel) verwendbar. Die Kulturen müssen unter dem Mikroskop auf Chlorellenentwicklung hin genau untersucht und die betreffende Schale bei positivem Befund sofort ausgeschaltet werden. Vor dem Füttern wird eine Kultur mit dem betreffenden Kulturmedium abgeschwemmt, die Abschwemmung in einer Boverischale an die „künstlichen Sonne" oder an ein Nordfenster gestellt. Nach einer halben Stunde haben sich die meisten Flagellaten an dem der Lichtquelle zu- *(Gonium)* oder abgekehrten *(Chlorogonium)* Rande der Schale angesammelt, man fischt mit einer Pipette so viele als möglich davon ab und überträgt in eine Schale

---

[1]) Diese Kulturtechnik wurde in ihren Grundzügen von Prof. HARTMANN für *Acanthocystis* ausprobiert und von mir übernommen und weiter ausgebildet.

[2]) Rezept:

Lösung A:	$(NH_4)_3PO_4$	0,2 g
	$MgSO_4 + 7\,H_2O$	0,05 g
	$CaCl_2$	0,05 g
	$CaSO_4$	0,05 g
	K_2HPO_4	0,05 g
	Fe_2Cl_6	1 Tropfen einer 1 proz. Lösung
	H_2O dest.	1000 g

einzeln kalt lösen und in der angegebenen Reihenfolge mischen.

Lösung B: 250 g Torf + 1000 g H_2O einige Stunden kochen, filtrieren und je nach Farbe des Filtrats mit dest. Wasser auf hellkaffeebraune Farbe verdünnen.

Fertiger Nährboden: 500 cm³ Lösung A + 500 cm³ Lösung B + 5—10 g Agar.

mit neuer Nährlösung; von der neuerdings gebildeten Flagellatenansammlung bringt man mit der Pipette in Boverischalen ca. 0,5 cm³, in Objektträgerausschliffe 0,005 cm³.

Die Kulturen werden entweder an einem Nordfenster des Arbeitsraumes, oder (sei es für raschere Entwicklung oder genau kontrollierte Zuchten) in einem auf 21° eingestellten Thermostaten aufgestellt. Die Objektträgerkulturen sind in feuchten Kammern untergebracht, die der besseren Raumausnutzung und Standfestigkeit der Gestelle halber aus parallelepipedischen Glasgefäßen (etwa niedere Akkumulatorengläser) mit Gestellen aus Zinkblech bestehen; der Deckel ist übergreifend oder mit eingeschliffener Nut versehen und nicht mit Vaseline abgedichtet. Erstens ist das überflüssig, zweitens wirken die in dieser enthaltenen flüchtigen Stoffe oft schädlich.

Kontrolliert werden die Kulturen unter einer binokularen Zeiss- oder monokularen Leitz-Lupe bei ca. 30facher Vergrößerung. Die Lebendbeobachtung erfolgte entweder zwischen Deckglas (Wachsfüßchen) und Objektträger (beide peinlichst zuerst mit verdünnter Salzsäure und nachher mit Aqua dest. gereinigt) oder direkt in der Kulturschale. Weitere Methoden sind auf S. 65 angegeben.

Totalpräparate wurden meist nach der von mir 1921 (Arch. f. Protistenk. Bd. 43) angegebenen Methode zwischen zwei Deckgläsern hergestellt oder indem ich Deckgläser in die Kulturschale brachte und nach Anheftung der Tiere (die nach 24 Stunden, bei Pädogamiestadien nach 7—14 Tagen erfolgte) fixierte; als Fixierungsflüssigkeit diente in diesem Fall ausschließlich Pikrinessigsäure nach Boveri oder das Gemisch nach Bouin-Brasil (Pikrinsäure 1 g, Formol 50 cm³, Alkohol 80proz. 150 cm³, Eisessig 15 cm³). Für Schnitte wurde in der Zentrifuge fixiert, ausgewaschen und durch die Alkoholstufen möglichst vorsichtig bis in Xylol geführt. Nunmehr wurde das Material mit einer Pipette in ein ca. 5 cm langes und 4—5 mm weites Glasröhrchen, welches an einem Ende mit Müllergaze (statt dessen kann man jeden genügend engmaschigen glatten Seidenstoff, etwa Crepe de Chine usw. verwenden) zugebunden ist, überführt und darin in üblicher Weise in Paraffin eingebettet. Bei allen diesen Manipulationen ist nicht genug auf Sauberkeit zu achten; alle beim Zentrifugieren verwendeten Flüssigkeiten müssen jedesmal durch gehärtete Filter filtriert werden; trotz aller Vorsichtsmaßnahmen bekommt man noch immer hinlänglich viel Verunreinigungen in den Paraffinblock, die die Schnitte zerreißen und ein Serienschneiden sehr erschweren. Fixiert wurde in Bouin-Brasil-Gemisch, Flemming stark und Hermann's Gemisch.

Sublimatgemische waren fast unbrauchbar. Färbung für Totopräparate Hämalaun, für Schnitte meist Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN mit eventueller Nachfärbung mit Fuchsin oder Lichtgrün).

3. Die vegetative Form und ihre Fortpflanzung.

(Tafel 8 u. 9.)

Die Lebenserscheinungen und der Bau der sogenannten „ruhenden“ Form von *Actinophrys* wurden schon so oft von früheren Untersuchern eingehend dargestellt, daß ich mir Wiederholungen ersparen kann und nur auf die Figuren 1, 2, 3 und 21 hinweise. Speziell gilt dies von der Nahrungsaufnahme, ich will hier nur die alte Angabe EHRENBERG's bestätigen, daß die Pseudopodien offenbar eine lähmende Substanz ausscheiden, so daß jedes Tier (speziell in *Chlorogonium*-Kulturen) von einer größeren oder geringeren Zahl regungsloser Futterflagellaten umgeben ist, die jedoch nicht absterben, sondern wie ihre schön grüne Farbe zeigt, so lange am Leben bleiben, bis sie gefressen werden (Fig. 1, 21).

Ferner wäre einiges über die Bewegung zu sagen. Man kann Kriech- und Auftriebbewegung unterscheiden. Erstere (mittels der Pseudopodien) leistet erhebliches, es kann z. B. innerhalb von 24 Stunden ein Objektträgerausschliff im größten Durchmesser von 1,5 cm durchquert werden. Hierbei macht sich eine „negative Phototaxis“ bemerkbar, indem die Stellen dichtester Flagellatenansammlung sichtlich gemieden werden; höchstwahrscheinlich ist dies ein chemotaktisches Phänomen. Diese Kriechbewegung führt die Tiere gelegentlich über den Rand des Wasserspiegels hinaus auf die Oberfläche desselben, wo sie auf dem Oberflächenhäutchen oft Tage zubringen. Die Auftriebbewegung äußert sich im Loslösen der Tiere von der Unterlage, sie flottieren dann in einem Abstand von 0,1—2 mm vom Boden des Kulturgefäßes frei im Wasser, wodurch weder Freßtätigkeit noch Teilung alteriert werden. Sie ist die prompte Antwort auf jegliche nicht allzu grobe nachteilige Veränderung ihrer Umwelt (Anhäufung von Stoffwechselendprodukten, Erhöhung der Temperatur, falsche Zusammensetzung der Nährlösung und zu hohe Konzentration derselben, Entwicklung von Chlorellen u. a. m.) und geht jeder Depression und Degeneration voraus, kommt aber auch ohne erkennbare Ursache zustande, besonders in *Gonium*-Kulturen, in denen die Neigung zum Anheften an den Boden stets weit geringer ist, als bei *Chlorogonium*-Fütterung. Von dem regel-

mäßigen Wechsel dieser Bewegung wird noch weiter unten bei der Schilderung der Befruchtung die Rede sein.

Schon im Leben läßt sich bei geschickter Ausnutzung der Beleuchtung alles Wesentliche, was im Innern des Körpers an Strukturen zu sehen ist, erkennen; da jedoch gut fixierte Schnittpräparate dasselbe und deutlicher zeigen, halte ich mich gleich an letztere (Fig. 2, 3 und 7). Im Zentrum sitzt der Kern, ein kugeliges Gebilde von 10 bis 15 μ Durchmesser. Er ist von einer feinen Membran umgeben, der innen eine Schicht „chromatischer" Körnchen aufgelagert ist, die in wechselnd hoher Lage oft gruppenweise angeordnet sind. Der Rest des Kernhohlraumes ist von einem überaus regelmäßigen Alveolarwerk durchsetzt, welches sich mit Kernfarbstoffen gar nicht färbt, in welchem wir jedoch das Chromatin des Kerns zu erblicken haben. Bei allen Fixierungsmethoden mit Ausnahme von Osmiumsäuregemischen schrumpft dieses Alveolargerüst mehr oder weniger stark und läßt einen schmalen Raum zwischen sich und dem peripheren Körnerbelag; auf diese Weise wird ein „Caryosom" vorgetäuscht, und die meisten Abbildungen fixierter *Actinophrys*-Kerne sind nach solchen Präparaten angefertigt.

An die Kernmembran setzen außen scheinbar unmittelbar die proximalen Enden der bekannten, mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Axenstäbe an, meist mit einer kleinen fußartigen Verdickung. Die Vorgänge bei der Kernteilung zwingen jedoch zur Annahme, daß die Kernmembran zunächst von einer ganz dünnen Schicht besonders differenzierten Plasmas umgeben ist, an welcher die Axenstäbe endigen.

Das Entoplasma erscheint aus feinen radiär angeordneten Alveolen zusammengesetzt. In seinen peripheren Teilchen sind mit Eisenhämatoxylin stark färbbare Körnchen und Stäbchen eingestreut, die gelegentlich eine schwarze Rinde von einem hellen Innenraum unterscheiden lassen. Ich will sie als Lipoblasten bezeichnen, da sie, wie weiter unten geschildert werden soll, die Herde der Fettbildung darstellen. Dort, wo die großen Ectoplasmavakuolen beginnen, finden sich in geringer Zahl Tropfen einer OsO_4 reduzierenden, also wahrscheinlich fettartigen Substanz. Das Ectoplasma besteht aus verschieden großen Vakuolen, deren Wände denselben alveolären Aufbau zeigen wie das Entoplasma und ebenfalls Lipoblasten und Fetttropfen enthalten. Ebenso verhält sich die Plasmaschicht, die den Körper gegen die Außenwelt abgrenzt und die Rinde der Pseudopodien bildet. Die Axenstäbe sind untereinander von verschiedener in ihrem Verlauf jedoch sich gleichbleibender

Dicke. Der helle Raum der sie in den Präparaten umgibt, dürfte ein Schrumpfungsprodukt sein.

Die in Vakuolen eingeschlossenen Nahrungskörper sind im Ectoplasma und den äußeren Schichten des Entoplasmas in allen Stadien der Verdauung anzutreffen; die Flagellaten schrumpfen zunächst und färben sich bräunlich, sodann färbt sich der gesamte Vakuoleninhalt braun; die Nahrungsvakuole wandert hierbei noch immer binnenwärts bis zur Grenze des homogenen Entoplasmas. Darauf zerfällt die Flagellatenzelle nach Auflockerung und scheinbarer Volumzunahme in lauter tiefbraune Granula und gleichzeitig entfärbt sich der Vakuoleninhalt. Die Vakuole ist nunmehr wieder an die Zelloberfläche gewandert und entleert die Granula — oft zu Fäcalmassen geballt — nach außen. Auf den verschiedenen Habitus der mit *Chlorogonium* resp. *Gonium* gefütterten Tiere sei hier nur kurz hingewiesen (vgl. Fig. 2 mit 3 und Fig. 21 mit 20); diese Erscheinung soll erst im experimentellen Teil dieser Untersuchungen eingehend behandelt werden.

Teilung. (Taf. 9; da die progame Teilung, was den Kern anbelangt, fast ebenso verläuft wie die vegetative, vergleiche man zur Ergänzung auch Taf. 12.) Die ersten Anzeichen einer beginnenden Kernteilung machen sich im Alveolenwerk des Kerninnern bemerkbar; einzelne Alveolenwände treten deutlicher hervor und alsbald erscheint der ganze Kernhohlraum von einem feinen, vielfach gewundenen Spirem durchsetzt (Fig. 15). Die überaus regelmäßige Anordnung seiner Windungen macht es wahrscheinlich, daß es in den Kanten, wo drei Wabenwände zusammenstoßen, angelegt wird. Ob es gleich zu Beginn diskontinuierlich ist, oder ob ein richtiges, aus einem Faden bestehendes, Spiremstadium vorausgeht, ist unmöglich festzustellen. Jedenfalls sind schon auf früheren Stadien freie Enden im Spirem mit Sicherheit festzustellen (Fig. 41). Die Chromosomen verkürzen sich nunmehr immer weiter, wobei aber die Wabenstruktur des Innenkerns keineswegs aufgelöst, sondern nur etwas unregelmäßiger wird (Fig. 9, 10, 41, 42).

Kurze Zeit, nachdem die Zusammensetzung des Spirems aus einzelnen Chromosomen deutlich sichtbar wird, heben sich an zwei diametral gegenüberliegenden Kernpolen zwei Kappen homogenen, mit Säurefuchsin stark färbbaren Cytoplasmas ab, die Polkappen. An sie stoßen jetzt die Fußenden der Axenstäbe an und werden mit ihnen immer mehr von der Kernmembran abgehoben (Fig. 8, 9, 10). Nunmehr erscheint es verständlich, weshalb ich vorhin behauptet habe, daß die Axenstäbe die Kernmembran nicht unmittelbar be-

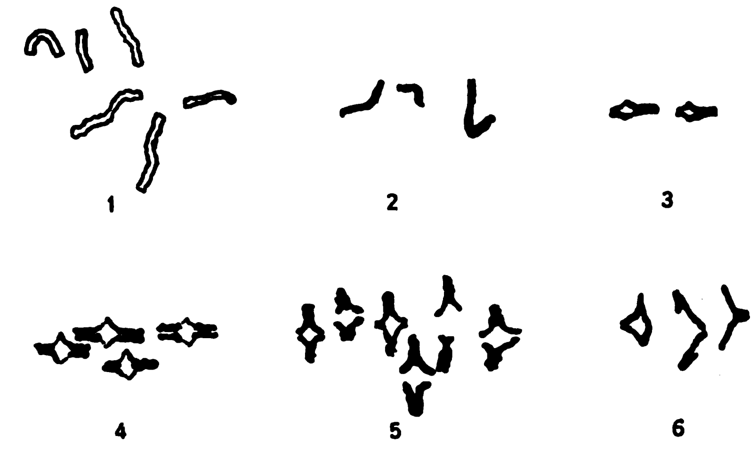
rühren; um so mehr wenn man sieht, daß jene im Kernäquator (dort, wo die Polkappen einander fast berühren und minimale Dicke aufweisen) entweder direkt oder fast an die Kernmembran anstoßen (Fig. 5, 9).

Die periphere Körnerschicht (die im folgenden als Nucleolarsubstanz bezeichnet werden soll) ballt sich nun innen an der Kernmembran zu verschieden großen Klumpen zusammen und durchläuft eine Reihe von Veränderungen, die in einem späteren Abschnitt in größerem Zusammenhange eingehend geschildert werden sollen. Hier sei nur soviel gesagt, daß sich diese peripher gelegene Substanz unter gleichzeitiger Wanderung zum Äquator allmählich auflöst, wobei sie im Kernäquator am längsten erhalten bleibt und erst bei vorrückender Anaphase zwischen den Tochterchromosomen wieder auftritt (Fig. 9, 10, 11).

Die Chromosomen sind nunmehr zu nur wenig gekrümmten oder gewundenen Stäbchen geworden; ihre Zahl beträgt 44. Der Kern nimmt eine breit tonnenförmige Gestalt an, die Chromosomen drängen sich zur Äquatorialplatte zusammen, und die Alveolen des Kerninnern ordnen sich allmählich reihenweise an, so daß immer deutlicher werdende Spindelfasern zu Tage treten, die jedoch bis in die Anaphase klar als Scheidewände von Wabenreihen erkennbar sind (Fig. 11, 12, 13). Die Polkappen haben an Volumen zugenommen, sie zeigen an ihren, den Axenfäden zugekehrten Seiten eine stärkere Färbbarkeit und erscheinen ein wenig ausgefranst, so daß die proximalen Enden jener nicht mit Deutlichkeit zu erkennen sind. Die fertige Spindel, in der die Chromosomen in einer Ebene liegen, zeigt schließlich noch an ihren Polen eine dicht unter der Kernmembran gelegene homogene dunkle Schicht, die Polplatten (Fig. 19, 50, 51). Bis zum Moment der Anaphase läßt sich an den Chromosomen (entgegen der Angabe SCHAUDINN's) nicht die geringste Andeutung eines Längsspaltes erkennen.

Wie die Lebendbeobachtung lehrt, erfolgt die Trennung der Chromosomen sehr schnell, so daß ich erst nach vielem Suchen in meinen Präparaten (und nur in solchen, die mit HERMANN's Gemisch fixiert waren) die ersten Anaphasestadien fand; sie sind in Textfig. A abgebildet. Man sieht an einer Stelle eine kleine Lücke im Chromosom; die gegen die Spindelpole gelegenen Seiten des Chromosoms sind an dieser Stelle etwas zugespitzt (Textfig A 3). Die Lücke erweitert sich und nun sieht man auch einen Längsspalt sich durch das ganze Chromosom erstrecken (Textfig. A 4). Die Lücke dehnt sich parallel zur Spindelachse in die Länge, wobei sich bei weiterem Vorrücken dieses Prozesses die beiden Schenkel des bügelförmigen

Chromosomes — von der Umbiegungsstelle gegen den Spindeläquator fortschreitend — dicht aneinanderlegen (Textfig. A 5), so daß die jungen Tochterchromosomen oft Y-Gestalt annehmen. Bald nach der Trennung der Tochterchromosomen legen sich die beiden, oft ungleich langen (Textfig. A 6 das mittlere Chromosom) Schenkel jedes Chromosoms ganz aneinander, so daß dieses nunmehr kurz stäbchenförmig ist. (In Flemming- und Pikrinsäurepräparaten erscheint der Vorgang der Anaphase meist durch die infolge der Fixierung allzustarke Kontraktion der Chromosomen verwischt; man sieht zunächst maximal kontrahierte einfache Chromosomen, die auf einmal eine Einkerbung am Rande zeigen und von da ab entweder gleich einen Längsspalt zeigen oder, da sie sich senkrecht zur Einkerbung in die Länge strecken, scheinbar quergeteilt werden (Fig. 13).



Textfig. A 1—6. Chromosomen der vegetativen Mitose aus 2 μ Schnittpräparaten (Hermann's Gemisch Eisenhämatoxylin) herausgezeichnet. Jede Teilfigur stammt aus je einem Kern. 1 u. 2 späte Prophase, 3 u. 4 beginnende, 5 u. 6 vorgeschrittene Anaphase. Vergr. ca. 3300 fach.

Im weiteren Verlauf der Anaphase wird zunächst die Spindelstruktur undeutlich, die Chromosomen nehmen immer unregelmäßigere Gestalt an und verschmelzen nach und nach mit ihren Nachbarn und den inzwischen neu aufgetretenen Nucleolarbrocken zu größeren Komplexen (Fig. 14). Die Tochterplatten wandern zunächst innerhalb der sich in die Länge streckenden Spindel polwärts und sind, wenn sie die Polplatten berühren, meist schon zu einheitlichen völlig homogenen Klumpen geworden, die an den Polseiten mehr oder minder glatt, an den dem Spindeläquator zugekehrten Seiten ausgezackt und leicht konkav sind (Fig. 15, 16, 45, 46). In diesem Stadium

hat man aber, wie die Lebendbeobachtung lehrt, in diesen dicken Menisken nicht nur die Tochterplatten vor sich, sondern auch die mit ihnen zu einem Komplex verschmolzenen Polteile der Spindel; die Wanderung der primären Tochterplatten gegen die Spindelpole dauert eigentlich nur kurze Zeit; später bleibt ihre Entfernung von den Polplatten annähernd gleich und nur die sekundären Tochterplatten (primäre Tochterplatte + Polteil der Spindel) rücken auseinander und dehnen den Kern in die Länge.

Zwischen den sekundären Tochterplatten bleiben oft (aber nicht immer) verschieden große Reste stark färbbarer Substanz liegen, die durch die anstoßenden Alveolen stark ausgefranste Konturen erhalten (Fig. 16, 45, 46); sie seien kurz als Restkörper bezeichnet. Damit ist die Kernteilung in das Stadium der Telophase getreten, der Kern hat Hantelform angenommen, die Oberfläche der sekundären Tochterplatten ist ringsum glatt geworden, und es beginnen in deren Innern kleine Vakuolen aufzutreten. Nunmehr löst sich die Kernmembran allmählich auf, zuerst im ehemaligen Spindeläquator und von da polwärts fortschreitend (Fig. 16). Die sekundären Tochterplatten wandeln sich in Tochterkerne um, zwischen denen das Innere der ehemaligen Spindel noch einige Zeit als helle einschlußfreie Plasmazone sichtbar bleibt (Fig. 17). Die Polplatten und Restkörper obliterieren ebenfalls.

Die Pol**kappen** hingegen haben zwar schon längst ihre dunklen Polteile verloren, sind aber noch immer als helle Höfe sichtbar; aus der allmählichen Verkleinerung des Abstandes zwischen den Fußenden der Axenstäbe und der Kernmembran sowie dem allmählichen Herumwandern der proximalen Enden der Achsenstäbe um den ganzen Tochterkern (Fig. 16, 17, 18) kann nun mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß gezogen werden, daß die Polkappen unter gleichzeitiger Volumverminderung um den Kern herumfließen. Somit dürfte es sich hier um eine persistierende Plasmadifferenzierung handeln, die den ruhenden Kern in feiner Schicht umgibt und bei der Teilung durch polare Volumzunahme die Polkappen liefert.

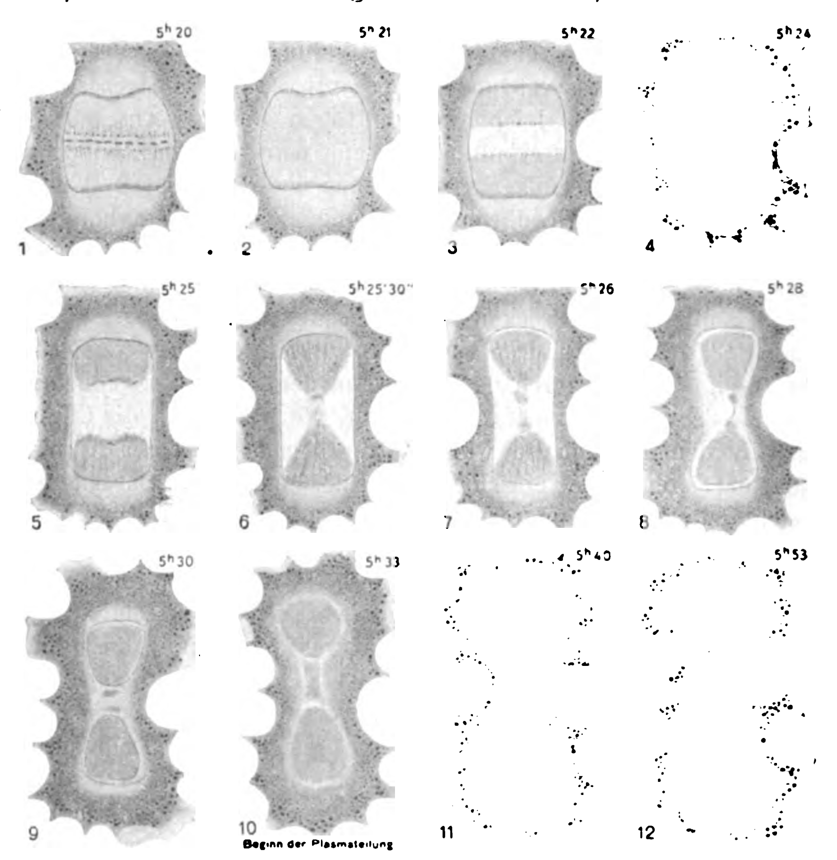
Die Tochterkerne runden sich immer mehr ab und nehmen den normalen Habitus durch Vermehrung der Vakuolen bei gleichzeitiger Verkleinerung derselben und Ausgleich ihrer Größendifferenzen an. Hierbei bleiben unregelmäßige Brocken färbbarer Substanz zwischen manchen Vakuolen liegen, die an die Peripherie gelangen und den chromatischen Membranbelag (Nucleolarsubstanz) bilden.

Im Leben wird die Beobachtung der Kernteilung durch die zahlreichen Einschlüsse des Cytoplasmas meist unmöglich gemacht; (da man nur in jungen Kulturen, in denen die Tiere gut ernährt werden, Teilungsstadien in großen Mengen findet). Außerdem hat man mit der großen Empfindlichkeit der Tiere gegen chemische Einflüsse, starkes Licht und Erwärmung zu rechnen.

Gelingt es jedoch einmal ein Individuum, welches weder über noch unter dem Kern Nahrungskörper enthält, im richtigen Moment zu erwischen und in leicht abgeplattetem Zustand ein bis zwei Stunden am Leben zu erhalten, so kann man die Kernteilung mit einer Genauigkeit verfolgen, wie sie aus den Textfiguren B und C ersichtlich ist. Diese bedürfen nur wenige Worte der Erläuterung. In der Prophase ist von den Chromosomen nicht viel zu sehen: anfangs sind sie wohl noch zu dünn, später werden sie durch die dazwischenliegenden Brocken des chromatischen Wandbelags verschleiert (Textfig. C 3). Der Übergang zur Metaphase vollzieht sich sehr rasch, er wird durch das Auftreten der Polplatten eingeleitet, wodurch der Kern Tonnenform annimmt. Je weiter nun die Chromosomen in den Kernäquator wandern, desto mehr wird der Kern abgeplattet; wenn die einschichtige Anordnung der Chromosomen erreicht ist, hat die äquatoriale Dehnung des Kerns ihren maximalen Wert erreicht. Die Chromosomen sind jetzt als kurze Stäbchen deutlich sichtbar und durch schmale helle Zonen von den beiden mehr polwärts gelegenen Zonen fein verteilter Nucleolarsubstanz (= chromatischer Wandbelag des Ruhekerns) getrennt. Die Spindelfaserung ist wenigstens andeutungsweise sichtbar (Textfig. B 5, C 1).

In dem Moment, wo die Anaphase einsetzt, entziehen sich alle Strukturen im Kerninnern durch eine gleichmäßige Trübung der Beobachtung (Textfig. B 6, C 2). Erst nachdem die Tochterplatten schon ein kleines Stück auseinandergewichen sind, kann man sie wieder — durch einen wasserhellen Raum getrennt — wahrnehmen; die Polteile der Spindel bleiben aber auch weiterhin zunächst strukturlos und trübe. Wenn die Entfernung zwischen den Tochterplatten, die eine zunehmend unregelmäßige Anordnung ihrer Strukturelemente zeigen, eine gewisse Größe erreicht hat, lösen sie sich — und mit ihnen die ganzen Polteile der Spindel — seitlich von der Kernmembran los (Textfig. B 8, C 5), wodurch die erste Abgrenzung der Tochterkerne vom Mutterkern erfolgt. Die Zusammensetzung der sekundären Tochterplatten, die von der dicken Meniskenform zu stumpfer Eiform übergehen, aus parallel gelagerten Balken wird eine Zeitlang immer deutlicher (Textfig. B 9, C 5 bis 7), um dann

wieder zu verschwinden; der Inhalt der Tochterkerne wird zunächst homogen und später feinkörnig. Die ganzen Kerne sind in diesem Stadium infolge starker Abnahme der Lichtbrechungsdifferenzen nur schwer sichtbar. Solange die Kernmembran des alten Kerns erhalten bleibt, nimmt die Entfernung der Tochterkerne, wenn auch nicht

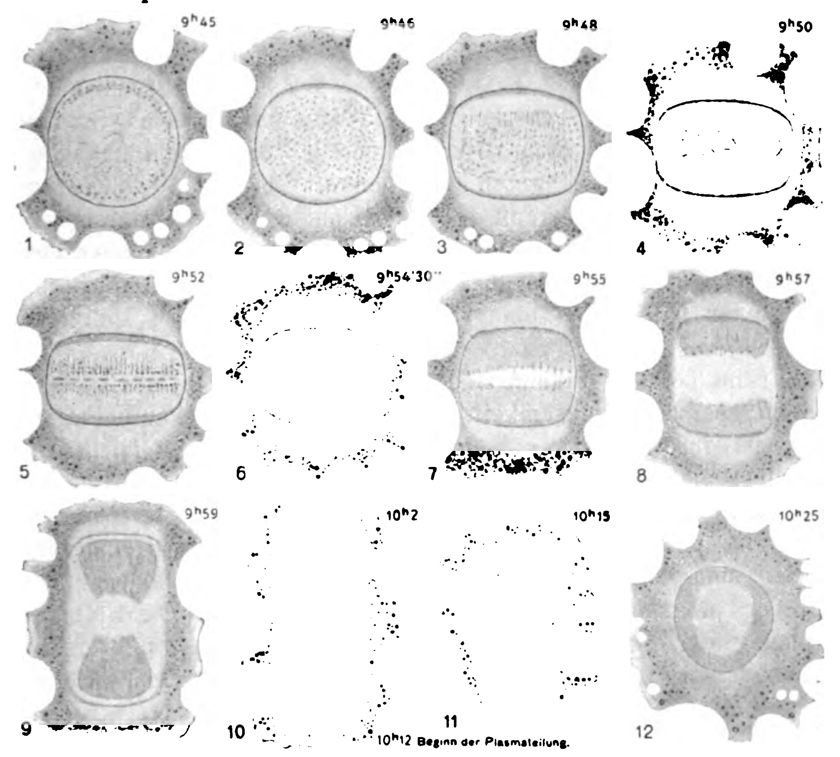


Textfig. B 1—12. Zwölf aufeinanderfolgende Stadien der vegetativen Mitose, im Leben beobachtet. Knop 0,05-*Chlorogonium*-Kultur. Mit dem Zeichenapparat sind nur die Umrisse des Kernes und der darin sichtbaren Zonen (nicht die einzelnen Strukturelemente!), sowie die unmittelbar anstoßenden Plasmavakuolen entworfen. Die übrigen Details sind frei gezeichnet worden. Zeitangaben über jeder Teilfigur. Vergr. ca. 870 fach.

in dem anfänglichen Tempo, zu; in dem Moment, wo sie aufgelöst wird, rücken die Tochterkerne ein wenig aufeinander zu, um sich alsbald wieder voneinander zu entfernen (Textfig. C 9). Die Aus- und Rückbildung der Polkappen, die Entstehung der Restkörper und die

Anaphase der Tochterkerne kann ebenfalls mehr oder minder deutlich verfolgt werden.

Der ganze Kernteilungsvorgang dauert, soweit ich ihn verfolgen konnte, 40—50 Minuten. Die Länge der Zeit, in der ein einzelnes Stadium durchlaufen wird, ist der Häufigkeit seines Auftretens in fixierten Präparaten genau proportional: am seltensten sind in diesen die Übergänge von Pro- zur Metaphase und von dieser zur Anaphase, die sich am raschesten vollziehen; am längsten dauert die Rekonstruktion der Tochterkerne und diese Stadien sind auch am häufigsten in Präparaten zu finden.



Textfig. C 1—12. Zwölf aufeinanderfolgende Stadien der vegetativen Mitose von der Metaphase ab im Leben beobachtet; sonstige Angaben siehe bei Textfig. B. Vergr. ca. 870fach.

Das wesentlichste Resultat dieser Beobachtungen ist jedoch unzweifelhaft die weitgehende Bestätigung der Naturtreue gut fixierter Präparate. Vergleicht man die Serie der Taf. 9 mit den Textfig. B u. C, so findet man eine Übereinstimmung selbst in Details, die man zunächst als Artefakte anzusprechen geneigt wäre: die scharfe Ab-

grenzung der Polplatten, die Ansammlung der Nucleolarbröckchen im Äquator, die grobe Balkenstruktur der Tochterplatten, und sogar die nur gelegentlich vorkommende Einbuchtung der Polseiten des Kerns (Textfig. C 1, Fig. 13). Ohne diese Befunde zu generalisieren, kann man wenigstens für unser Objekt behaupten, daß ein mit OsO_4-Gemischen behandeltes Präparat, welches nach dem allgemeinen Eindruck als „gut fixiert“ bezeichnet wird, wirklich die meisten Strukturen der lebenden Zelle naturgetreu wiedergibt. Auf einige Punkte, die mir im allgemeinen Zusammenhang bedeutungsvoll erscheinen, werde ich im Abschnitt 4 d noch zurückkommen.

Der Anfang der Zellteilung macht sich im Stadium der Textfig. B 8 oder C 4 als Längsstreckung bemerkbar, die erste Anlage der Furche erscheint im Stadium der Textfig. B 10 resp. C 10; bis zur vollendeten Durchschnürung vergehen von da ab 40 Minuten bis zu $1^1/_2$ Stunden.

Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß die Durchführung der Zellteilung aus unbekannten Ursachen oft (besonders in *Gonium*-Kulturen) unterbleiben kann, so daß Kolonien von 4—8 durch mehr oder weniger schmale (breite) Ectoplasmabrücken verbundenen Tiere resultieren, die sich meist bei Übertragung in frische Nährlösung nach einer halben bis einer Stunde in die einzelnen Individuen auflösen.

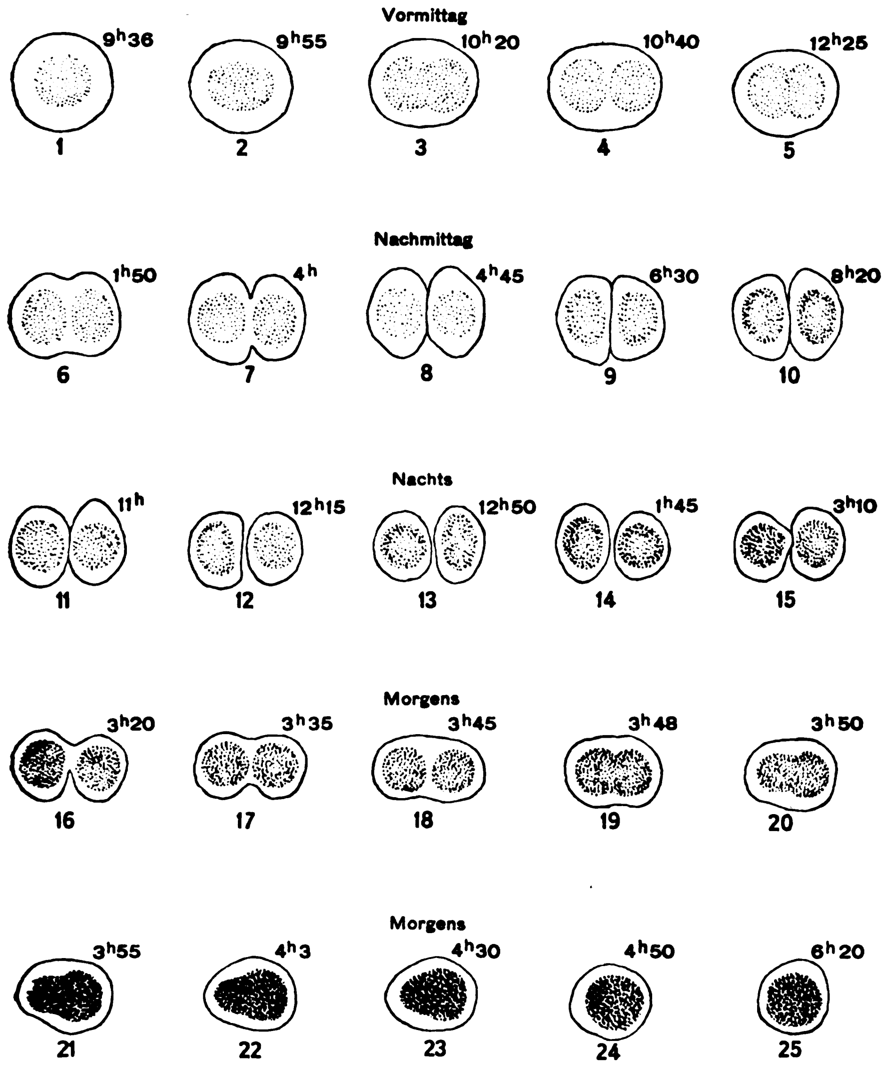
Frühe Teilungsstadien sind im Leben äußerlich nicht zu erkennen; bei der Langsamkeit, mit der die Nahrungsaufnahme erfolgt, ist ihre Sistierung während der Teilung nicht leicht festzustellen, und das ist der einzige Punkt, in dem sie sich von den anderen Individuen unterscheiden. Schaudinn war im Irrtum, wenn er angibt, daß die Pseudopodien während der Teilung eingezogen werden, und es ist sehr wahrscheinlich, daß er da die vegetative mit der progamen Mitose verwechselt hat. Auch die Körnchenströmung der Pseudopodien, sowie die Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen wird durch den Teilungsvorgang in keiner Weise alteriert.

4. Die Befruchtung.

a) Überblick.

Durch geeignete Änderung der äußeren Lebensbedingungen, die durch die Lebenstätigkeit der Heliozoen selbst zustande kommt (Anhäufung von Stoffwechselendprodukten, Sauerstoffmangel) kann man es erreichen, daß 70—100 Proz. aller Tiere einer Kultur den Befruchtungsprozeß durchlaufen. Beobachtet man diesen Vorgang am lebenden Tier (was schon bei relativ schwacher Lupenvergrößerung erfolgen

kann), so sieht man folgendes (Textfig. D u. Fig. 22—26): Die Nahrungsaufnahme wird sistiert, die im Plasma befindlichen Nahrungskörper werden zu Ende verdaut und ihre Reste (die kleinen oft



Textfig. D 1—25. 25 aufeinanderfolgende Stadien der Pädogamie an ein und demselben Individuum in der Kulturschale beobachtet. Zeitangaben über jeder Teilfigur. Vergr. 280 fach. (Obj. Zeiss AA 17 mm, Comp. Oc. 18.)

zu Haufen geballten Körner auf Fig. 23) nach außen abgegeben; das Tier erscheint gleichmäßig vakuolisiert (Fig. 22), das Plasma

hat nicht mehr das eigenartig glasige Aussehen wie z. B. auf Fig. 21; es ist etwas getrübt und die Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma ist sehr undeutlich geworden. Wenn die Tiere vorher nicht am Boden des Kulturgefäßes herumgekrochen sind, sondern frei in der Flüssigkeit flottierten, so sinken sie jetzt zu Boden. Die bis jetzt geschilderten Vorgänge nehmen 24–48 Stunden in Anspruch. Nunmehr werden die Pseudopodien ganz allmählich eingezogen und gleichzeitig wird die Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma wieder sichtbar (Fig. 23 Gruppe rechts unten) und schließlich viel deutlicher als je am vegetativen Tier (Fig. 23 Hauptgruppe und rechter Rand). Das Entoplasma oder die Markschicht hat nämlich einen immer dunkler werdenden bräunlichen Farbton angenommen, während die Struktur der Rindenschicht unverändert geblieben ist und nur eine ziemlich glatte Begrenzung zeigt. Etwa zwei bis drei Stunden, nachdem das Einziehen der Pseudopodien deutlich sichtbar geworden ist, streckt sich die Markschicht in die Länge (Textfig. D 2) und schnürt sich schließlich in der Mitte ein (Textfig. D 3), so daß nunmehr in einer gemeinsamen Rindenschicht zwei Entoplasmakugeln liegen (Textfig. D 4, Fig. 24), die sich etwas gegeneinander abplatten (Textfig. D 5, Fig. 24 links oben). Ungefähr drei Stunden nach vollendeter Durchteilung des Entoplasmas beginnt eine äquatoriale Furche genau in der Trennungsebene der beiden Markschichtkugeln ins Entoplasma einzuschneiden (Textfig. D 6), die im Verlaufe von 3—3,5 Stunden das Tier in zwei Tochterzellen zerlegt, die wie die beiden ersten Blastomeren eines gefurchten Eies gegeneinander abgeplattet sind (Textfig. D 8, 9 Fig. 24 links unten). Von nun ab werden die Veränderungen, die dieses Zellenpaar durchläuft, weniger sinnfällig, ganz allmählich werden die Markschichten immer dunkler (Anhäufung von Fett) beinahe schwarz und ebenso allmählich schrumpft das Volumen der Paarlinge auf etwa $^4/_5$ ein, wobei die gegenseitige Abplattung etwas nachläßt, so daß schließlich zwei nahezu kugelige Zellen nebeneinander in einer Gallerthülle, die vom Ectoplasma inzwischen, seit Beginn der Ectoplasmateilung, abgeschieden worden ist, liegen (Textfig. D 14, Fig. 25 obere Gruppe). Nur bei sehr sorgfältiger Beobachtung und wenn man schon durch das Studium gefärbter Präparate aufmerksam geworden ist, kann man noch weitere Vorgänge feststellen: jede der beiden Zellen streckt sich zweimal allmählich in die Länge und nimmt dann ziemlich rasch wieder Kugelgestalt an; das erstemal ungefähr 11 Stunden, das zweitemal 16 Stunden nach vollendeter Zellteilung. Nur selten erfolgt diese zweimalige Streckung in beiden Zellen

gleichzeitig und vorgreifend sei bemerkt, daß sich auf diese Weise die beiden Reifungsteilungen äußerlich kundtun. Sind seit dem völligen Schwund der Pseudopodien 18—19 Stunden verstrichen, so nähert sich eine der beiden Zellen der anderen, bis sie diese an einer Stelle berührt [1]) und verschmilzt dann im Verlaufe von etwa einer Stunde mit ihr. Man kann anfangs noch die beiden Entoplasmaklumpen dicht aneinandergeschmiegt in einem gemeinsamen Ectoplasma unterscheiden, bald rundet sich jedoch das Verschmelzungsprodukt zu einer Kugel ab, die eine einheitliche ebenfalls nahezu abgerundete Markschicht enthält. Die äußere Kontur des Ectoplasma wird immer deutlicher, sie verdichtet sich ungefähr im Laufe von 12 Stunden nach vollendeter Verschmelzung (also 30 Stunden nach Beginn des ganzen Prozesses) zu einer deutlichen Membran, von der sich das Plasma, welches schließlich keine Scheidung in Ecto- und Entoplasma zeigt, als völlig undurchsichtige ebenfalls scharf begrenzte Kugel etwas zurückzieht (Fig. 26). Damit ist das Cystenstadium erreicht und der Befruchtungsvorgang abgeschlossen. Wir können die beiden Zellen als Gameten, die Ausgangszelle als Gamont, die Teilung, die die beiden Gameten liefert, als progame Teilung und die Cyste als Zygote bezeichnen.

Untersuchen wir diese Vorgänge in gefärbten Total- und schließlich in Schnittpräparaten so lassen sich folgende Vorgänge feststellen, über die im folgenden ein kurzer Überblick (Taf. 11), gegeben werden soll; die weiteren Abschnitte bringen die Beschreibung der feineren Details. Gleichzeitig mit dem Einziehen der Pseudopodien schickt sich der Kern zu einer Teilung an, die sich — von dem Fehlen der Achsenstäbe abgesehen — in nichts von einer vegetativen Mitose unterscheidet: die progame Kernteilung (Fig. 29). Die Tochterkerne lockern sich auf, in ihrem Innern bildet sich jedoch kein gleichmäßiges Wabenwerk aus, sondern (gleichzeitig mit dem Einschnüren der Cytoplasmafurche, die die beiden Gameten voneinander trennt) polar orientierte Chromatinbalken, bis schließlich das Stadium der Fig. 31, das Bukettstadium erreicht ist. Die Chromosomen verkürzen sich, geben die Orientierung auf und verteilen sich gleichmäßig im Kern (Fig. 32), der sich in die erste Reifungsspindel umwandelt. Die erste Reifungsteilung (Fig. 33) liefert in jedem Gameten zwei Tochterkerne, von denen der eine zu einem stark färbbaren Klumpen wird, der — in einer Vakuole eingeschlossen — ins Ectoplasma wandert, immer kleiner wird und

[1]) Die näheren Details dieses Vorganges sind in Abschnitt 5 beschrieben.

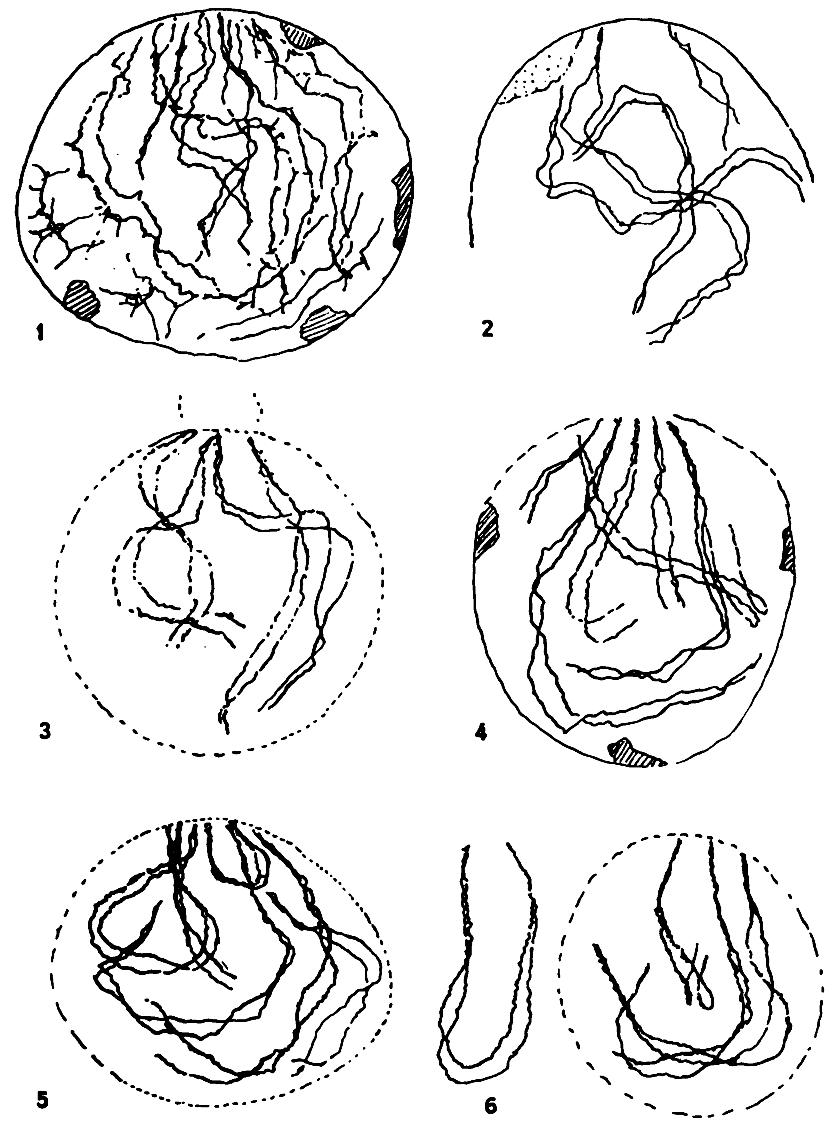
schließlich der Resorption anheimfällt; er entspricht dem ersten Pol- oder Richtungskörper eines Metazoeneies (Fig. 34). Der andere Tochterkern bläht sich inzwischen auf, in ihm sind kreuzchenförmige Chromosomen sichtbar, die sich wieder verkürzen und die Äquatorialplatte der nunmehr folgenden zweiten Reifungsteilung bilden (Fig. 35). Auch diese liefert in jedem Gameten zwei Tochterkerne (Fig. 36), deren einer wieder pyknotisch wird: der zweite Richtungskörper (= zweiter Polkörper des Metazoeneies), während der andere sich zum Vorkern auflockert und schließlich mit dem Vorkern des anderen Gameten verschmilzt (Fig. 38).

Es stellt sich also die Befruchtung bei *Actinophrys sol* als eine Autogamie oder richtiger Pädogamie zweiten Grades dar, da die bei den Gameten Tochterzellen eines Gamonten und somit Geschwisterzellen sind; eine Tatsache, die zuerst von Distaso festgestellt und später von v. Prowazek bestätigt wurde. Und die im Anhang wiedergegebenen Skizzen Schaudinns zeigen auch, daß in seinem Material die Befruchtung in derselben Weise verlief, so daß seine Darstellung dieses Vorganges als hologame Heterogamie als unrichtig zu streichen ist. Auf die weitgehende Parallele mit dem Befruchtungsprozeß von *Actinosphaerium Eichhorni*, die schon Hertwig selbst vermutete, hat Distaso bereits hingewiesen: ein *Actinophrys*-Gamont ist einer Primärcyste von *Actinosphaerium* homolog. Im folgenden will ich die feineren Details, die beim Studium des Befruchtungsvorganges an Schnittpräparaten feststellbar sind, der Übersichtlichkeit der Darstellung zuliebe in der Weise darstellen, daß ich die Veränderungen jeder einzelnen Struktur in continuo schildern werde; ich beginne mit den Chromosomen.

b) Der Chromosomencyklus.

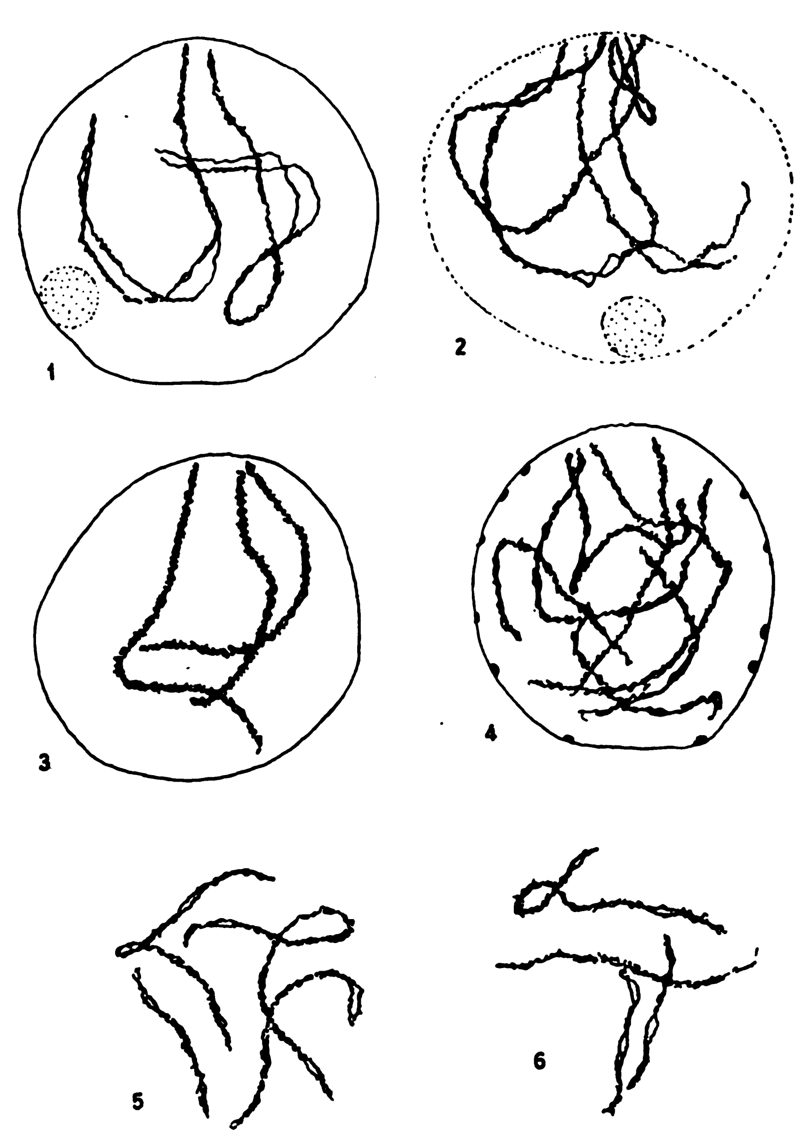
1. Progame Teilung. Die Chromosomen der progamen Kernteilung (Taf. 12, Fig. 41—46) unterscheiden sich in keiner Weise von denen der vegetativen Mitose. Es wird auch hier ein enggewundenes Spirem in den Wabenkanten angelegt und zerfällt in zunächst lange, dann immer kürzer werdende Chromosomen, welche erst im Moment der Anaphase längsgespalten werden. Von dem Moment an, wo sich die Kernmembran auflöst und die Rekonstruktion der Tochter(= Gameten)kerne einsetzt, ändert sich das Bild. Es treten zwar auch hier in den abgeplatteten anscheinend homogenen Kernen verschieden große Vakuolen auf, die an Zahl zunehmen und das Volumen des Kerns vergrößern (Fig. 47, 48) aber alsbald sieht man, daß eine deutliche Polarität im Kern Platz greift.

2. Bukettstadium. Die Polarität der beiden Gametenkerne entwickelt sich zunächst vollkommen parallel zur Teilungsachse. An dem Kernpol, der während der Teilung den Polkappen zugekehrt



Textfig. E 1—6. Conjugierende Chromosomenpaare aus Schnittpräparaten herausgezeichnet. Die Figuren sind nach Ausbildung der Nukleolen (schraffiert) und des Archoplasmas seriiert. Fixierung: HERMANN's Gemisch, 5 μ Schnitte, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 3300 fach.

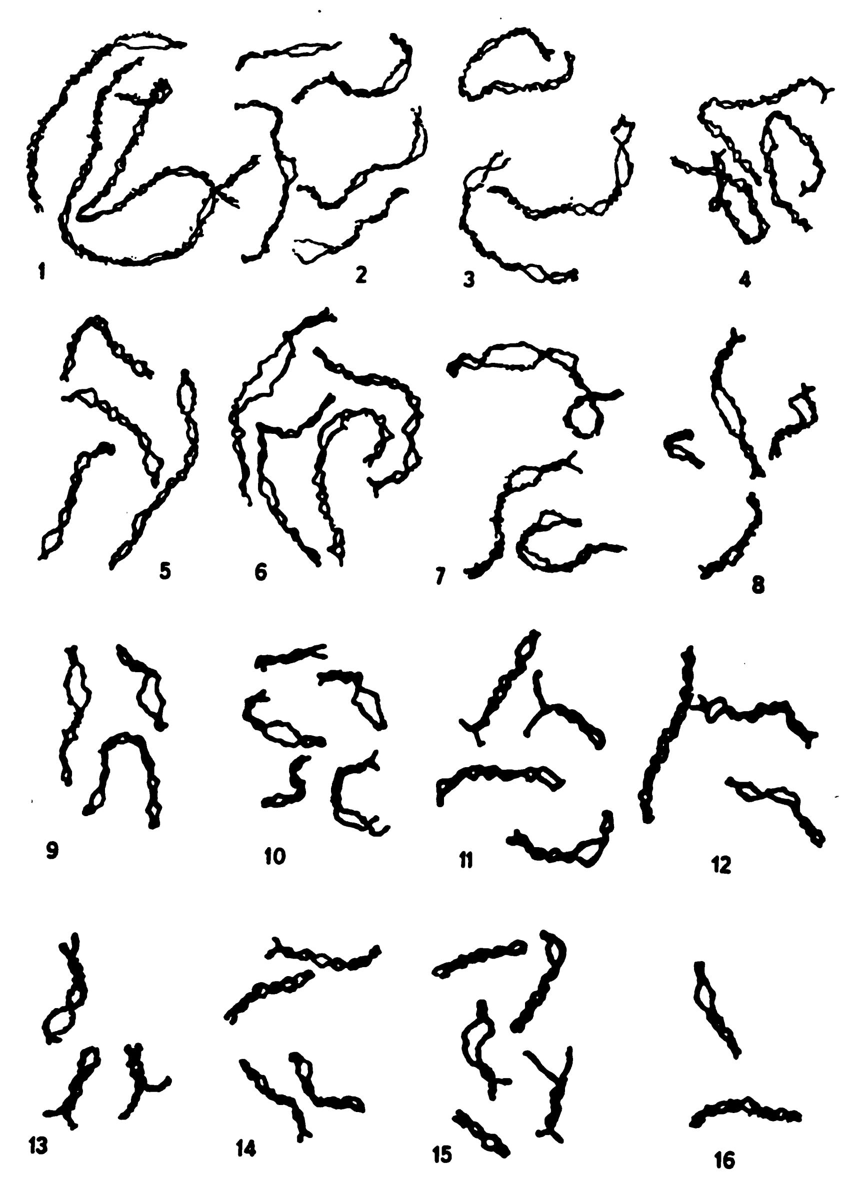
war, werden die Vakuolen immer kleiner und regelmäßiger (Fig. 49), während am gegenüberliegenden Pol größere Vakuolen mit kleineren abwechseln. Alsbald schwinden einzelne Vakuolenwände, so daß das Kerninnere nicht mehr einem Alveolenschaum sondern einem



Textfig. F 1—6. Einzelne Chromosomen im Endstadium der Conjugation (1 u. 2), Pachytän (3 u. 4) und beginnendes Strepsinemstadium (5 u. 6). Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 3300 fach.

Reticulum oder besser spongiösem Gerüst gleicht. An einem Kernpol (wo die kleinen Vakuolen auftraten) stellen sich die Balken dieses Gerüstes (welches immer stärker färbbar wird) mehr oder weniger normal zur Kernmembran ein, immer mehr nach einem Punkt konvergierend; am gegenüberliegenden Pol behält das Gerüst seine unregelmäßige Anordnung bei (Fig. 50, 51). Der Kern nimmt während dieser Vorgänge eine ganz charakteristische Gestalt an, die am besten mit einem prallgefüllten Tabaksbeutel verglichen werden kann. Allmählich schwinden die Querverbindungen (Textfigur E 1) und der Kern ist in das typische Bukettstadium eingetreten: zahlreiche sehr dünne Chromosomen mit ganz zart ausgefransten Konturen drängen sich mit ihren parallel gelagerten Enden an einem Kernpol dicht zusammen, ihre Mittelstücke verlaufen in mannigfaltigen Schlingen im gegenüberliegenden Pol (Fig. 52—57). Die Chromosomen zeigen von den ersten Anfängen des Bukettstadiums an eine Tendenz zur Verkürzung und Verdickung, schließlich konvergieren sie auch nicht mehr so stark nach einem Punkt, sondern stehen normal auf die Kernmembran (Fig. 58, 59) und wenn sie eine gewisse Dicke erreicht haben, so haben sie jegliche Orientierung aufgegeben; der Kern ist wieder kugelig und die Chromosomen sind darin vollkommen gleichmäßig verteilt. Damit ist das Pachytänstadium (Fig. 60, 61; Textfig. F 4, 5) erreicht, welches jedoch von kurzer Dauer ist.

3. Strepsinem. Die Fäden des Pachytäns verkürzen sich immer mehr. Bald nach Aufgabe der polaren Orientierung scheinen sie plötzlich viel schwächer färbbar als am Ende des Bukettstadiums, und an geeigneten Schnitten kann man schon jetzt an einzelnen Stellen der Fäden ihre Doppelnatur erkennen (Textfig. F 4—6). Diese tritt nunmehr immer stärker zutage: stellenweise erscheint der Faden wie aufgebläht und schließlich sieht man deutlich, daß jedes Chromosom aus zwei dünnen Fäden besteht, die wie zwei Drähte vielfach umeinandergewickelt sind (Textfig. G 3, Fig. 62—64). Die Verkürzung der Chromosomen hat inzwischen Fortschritte gemacht und dauert an. Hierbei lockert sich das Gefüge der Doppelchromosomen zunächst etwas mehr auf, wobei die Enden der Hälften meist weit gespreizt auseinanderweichen, so daß der Vergleich mit zusammengedrehten Drähten, die stellenweise wieder aufgedreht worden sind (Textfig. G 6—11), noch passender wird. Hat die Verkürzung und Verdickung einen gewissen Grad erreicht, so wird der Kontakt der beiden Hälften jeden Chromosomes wieder inniger. Der Kern ist in das Diakinesestadium eingetreten und beginnt sich in



Textfig. G 1—16. Chromosomenpaare in verschiedenen Stadien des Strepsinems. Die Chromosomen jeder Teilfigur sind aus einem Kern herausgezeichnet (gilt auch für die nächstfolgenden Figuren). Die Längenunterschiede der Chromosomenpaare sind zum Teil real, zum Teil durch optische Verkürzung, jedoch nicht durch Wegschneiden zustande gekommen. Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 3300fach.

die erste Reifungsspindel umzuwandeln. Die Chromosomen erscheinen als dicke Stäbchen, die solide Strecken mit solchen, wo die beiden Hälften auseinander weichen, abwechseln lassen (Fig. 65, 66, Textfigur G 13—16). Allmählich wird die Zahl dieser letzteren Stellen immer geringer, die Kontur des Doppelchromosoms wird immer glatter und schließlich verrät jedes Chromosom seine Doppelnatur meist nur an ein bis zwei Stellen: es zeigt entweder in seiner Mitte eine Lichtung oder es klaffen an einem der Enden die beiden Hälften schwalbenschwanzförmig auseinander (Fig. 66—68, Textfig. H 1—3).

Bevor ich in der Schilderung fortfahre, muß ich noch die Frage der Parallelkonjugation erörtern. Für vielzellige Organismen ist an günstigen Objekten nachgewiesen worden, daß sich in oder vor dem Bukettstadium (Synapsis) je zwei Chromosomen parallel nebeneinanderlegen, eine Zeitlang innig vereint bleiben und als Doppelchromosomen resp. bereits nach verfrühter Längsteilung jedes Konjugationpartners als Tetraden in die erste Reifungsteilung eingetreten. Ist nun eine solche Parallelkonjugation bei *Actinophrys* nachweisbar? Völlig einwandfrei nicht. Ein solcher Nachweis könnte bei der hohen Zahl der Chromosomen (44) nur an Kuppenschnitten des Kerns, die also die Chromosomen an der Stelle, wo sie konvergieren, quer treffen, geführt werden; man müßte dann in früheren Bukettstadien die doppelte Diploidzahl von Chromosomenquerschnitten zählen, in späten die einfache Diploidzahl (da jedes bügelförmige Chromosom an zwei Stellen durchschnitten wird). Aber auch für diesen Nachweis ist die Chromosomenzahl zu groß und das Objekt zu klein. Hingegen kann durch genaue Seriierung der Stadien und Herauszeichnen von Chromosomen aus dem Gewirr der Bukettstadien ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Parallelkonjugation geführt werden.

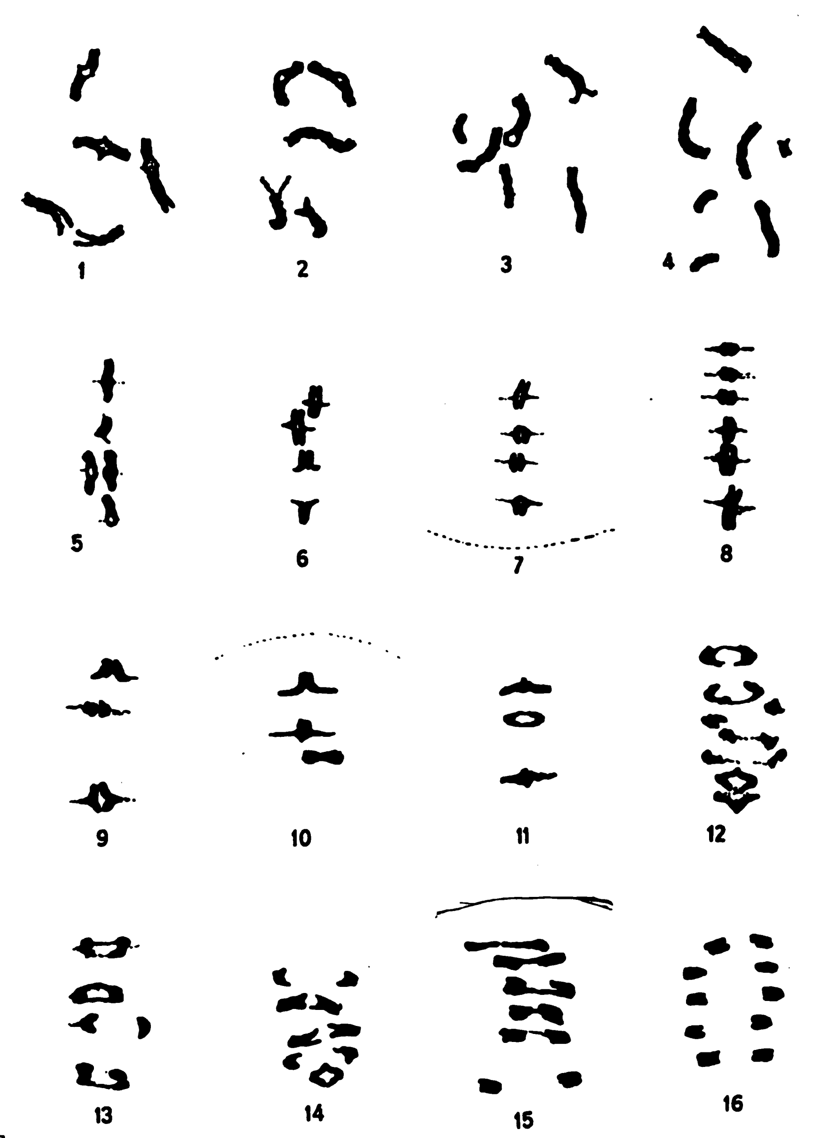
1. Die Bügelform der Chromosomen kann besonders in späten Bukettstadien leicht festgestellt werden (Textfig. E 5, 6, F 1, 2). 2. Ferner zeigen bei genau gleicher Schnittdicke die frühen Bukettstadien schätzungsweise viel mehr (etwa doppelt so viel) Chromosomen als die späten (vgl. Fig. 54 mit 56). 3. Man kann in frühen Bukettstadien, sobald überhaupt kontinuierliche Chromosomen feststellbar sind, ziemlich viele Fadenpaare verfolgen, die auf weite Strecken hin einander parallel laufen (Textfig. E 1, 2, 3, 4), auf späteren sind hingegen solche Paare nie zu finden. 4. Hingegen kann man auf mittleren Bukettstadien konstatieren, daß die konvergierenden Enden der Chromosomen schon fast einheitlich erscheinen, während die Umbiegungsstellen doppelt sind (Textfig. E 5, 6, F 1). Je weiter

das Bukettstadium vorrückt, desto kleiner wird der Bereich an der Umbiegungsstelle, innerhalb dessen die Fäden noch getrennt sind (Textfig. F 1, 2). Schließlich kann man den Übergang der bügelförmigen Chromosomen (etwa der Stadien der Textfig. F 2) in die Pachytänfäden und von der in die Doppelchromosomen des Strepsinem, (die bereits die haploide Zahl 22 feststellen lassen) ganz kontinuierlich beobachten, und wenn man endlich die sonstige weitgehende Übereinstimmung der betreffenden Stadien mit entsprechenden bei Metazoen (siehe besonders die letzte Arbeit von GELEI über Parallelkonjugation bei *Dendrocoelum*) berücksichtigt, so erscheint der Schluß berechtigt, **daß wir es auch bei *Actinophrys* mit einer Parallelkonjugation der Chromosomen im Bukettstadium zu tun haben.**

Es wäre in der Ära der MORGAN'schen Entdeckungen unzeitgemäß, wenn eine „cytologische" Arbeit, die sich noch dazu auch wirklich mit den Chromosomen beschäftigt (es gibt nämlich auch noch andere Probleme der Zellforschung als das Verhalten der Chromosomen, was der sprachliche Unfug, nur Chromosomenuntersuchung schlechtweg als „Cytologie" zu bezeichnen, nicht ohne weiteres zum Ausdruck bringt), nicht zur Theorie der Chiasmatypie Stellung nähme. Die schönen Strepsinemstadien fordern ja direkt dazu heraus. Leider kann hierzu nichts pro und nicht kontra angeführt werden. Und das gilt nicht nur für *Actinophrys*, sondern für andere Objekte ebenso: die Frage könnte am fixierten Präparat nur dann entschieden werden, wenn die beiden konjugierenden Chromosomen jeden Paares morphologisch unterscheidbar, d. h. strukturell verschieden wären.

4. Die Reduktionsteilung. Die Gestalt der Doppelchromosomen zur Zeit, wenn die Spindelfasern der ersten Reifungsteilung schon deutlich erkennbar sind, zeigen uns die Textfig. H 1, 2, 3 und Fig. 70 u. 71: etwas gekrümmte dicke Stäbchen, die entweder die oben erwähnte Lücke in der Mitte oder den Spalt an einem Ende aufweisen. Sie ordnen sich nunmehr zur Äquatorialplatte an, in der sie streng in eine Ebene zu liegen kommen, wobei sie sich noch weiter verkürzen (Textfig. H 4, 5 und Fig. 72, 73). Sie sind mit ihrer Längsachse genau normal zur Spindelachse orientiert, und der Umstand, daß die erwähnten Lücken und Spalte, die ihre Doppelnatur verraten, nur in Seiten-, nie aber in Polansichten der Spindel zu sehen sind, zeigt, daß offenbar auch die Conjugationsebene normal zur Spindelachse steht. Mit einem Wort, die Chromosomen stellen sich ebenso ein, wie vorzeitig längsgespaltene Chromosomen einer

vegetativen Mitose. Ist das Stadium der maximalen Verkürzung erreicht, so sieht man, daß an der Stelle, wo die Lücke oder das schwalbenschwanzförmige Ende klafft, „Zugfasern ansetzen“, wie es in der Metazoencytologie immer heißt. Die Vorstellungen jedoch,



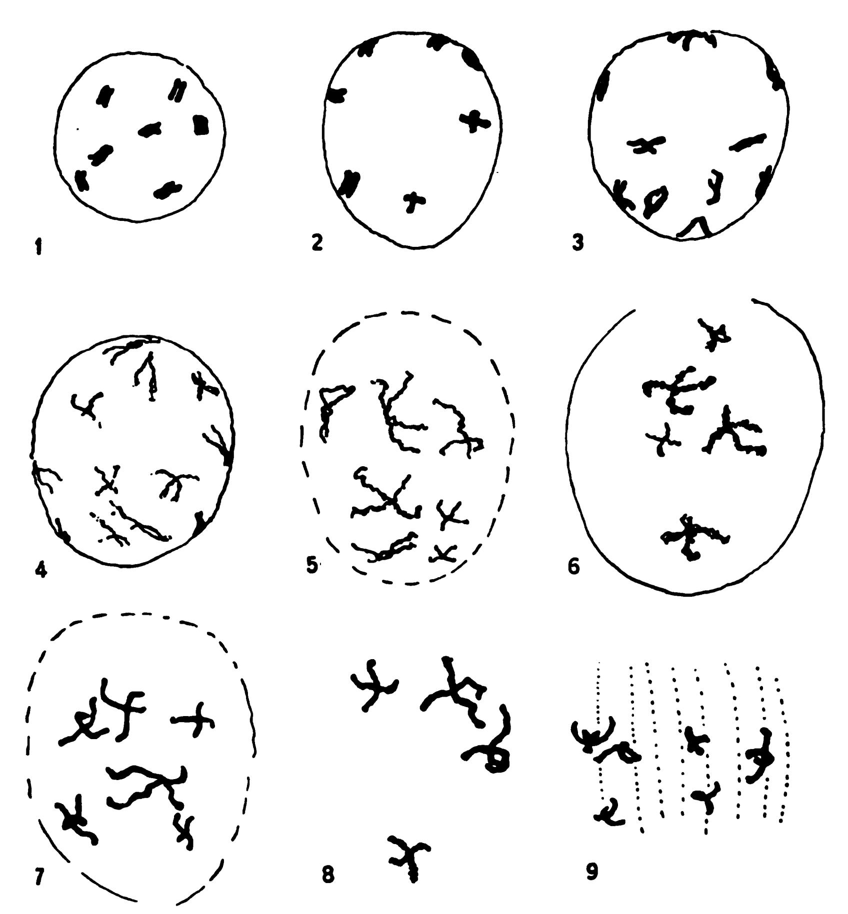
Textfig. H 1—16. Einzelne Chromosomenpaare im Diakinesestadium (1—4) und in der 1. Reifungsteilung (4—16). Die Spindelachsen sind wagerecht orientiert. Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 3300fach.

die ich mir über den Mechanismus der caryokinetischen Figur gebildet habe und die ich weiter unten wenigstens andeuten will, lassen es mir angezeigt erscheinen, diesen bestimmten Ausdruck zu vermeiden. Was man feststellen kann, ist folgendes: Ähnlich wie bei der vegetativen Mitose ist jedes Chromosom an diesen Stellen etwas zipflich ausgezogen, nur streckt sich der Zipfel gegen die Pole der Spindel zu einem feinen Faden aus (Fig. 73, 74). Die beiden Hälften jeden Chromosoms sind nunmehr auch durch einen feinen Spalt getrennt (Textfig. H 6, 7, 8). Die Anaphase verläuft ebenso wie bei der vegetativen Mitose unter Längsverzerrung der beiden Hälften jeden Chromosoms (Textfig. H 9—13). Nur verhalten sich nicht alle Chromosomen gleich, was die Stelle, an der sie zunächst auseinanderweichen, anbelangt: in den frühesten Anaphasestadien sieht man sowohl bügelförmige als auch einfach stäbchenförmige Chromosomen und ein Blick auf die Textfig. H 9, 10, 11 läßt die Vermutung berechtigt erscheinen, daß jedes Chromosom vom Trennungsmechanismus an der Stelle zuerst in Angriff genommen wird, an der es vorher seine Doppelnatur dokumentiert hatte: geschieht dies an der in der Mitte gelegenen Lücke, dann resultieren Bügel, geschieht es an dem schwalbenschwanzförmigen Ende, dann resultieren Stäbchen. Der weitere Verlauf der Teilung ist derselbe wie bei der vegetativen Mitose, bei den bügelförmigen Chromosomen klappen die beiden Schenkel zusammen, die Stäbchen wandern unverändert polwärts. Auch hier wird übrigens bei Anwendung der meisten Fixierungsflüssigkeiten leicht eine Querteilung der in der letzten Metaphasestadien fast kugelförmig erscheinenden Chromosomen vorgetäuscht (Fig. 75).

Wir können nunmehr die erste Reifungsteilung, da sie höchstwahrscheinlich die beiden Conjugationspartner jeden Chromosomes voneinander trennt, als Reduktionsteilung bezeichnen.

Betrachtet man Tochterplatten ungefähr im Stadium der Fig. 77 von den Spindelpolen her, so zeigen die einzelnen Chromosomen, die auch in dieser Ansicht kurz stäbchenförmig erscheinen, eine Einkerbung an den Enden (Textfig. N 8, 9, 10, 11), die sich manchmal als feiner Spalt durch das ganze Chromosom fortsetzt. Es ist dies der vorzeitige Längsspalt, durch den jedes Chromosom äquationell in zwei Hälften zerfällt, die dann in der zweiten Reifungsteilung aufgeteilt werden. Dieser Zustand dauert nur kurze Zeit; bald sind die Chromosomen von den Nucleolarbrocken nur schwer zu unterscheiden und sie bilden ähnlich wie bei der vegetativen Mitose mit ihnen zusammen die sekundären Tochterplatten. Diese

haben im Prinzip denselben Aufbau wie bei der vegetativen Mitose, nur ist die Konkavität nicht an den einander zugekehrten, sondern an den Polseiten ausgebildet (Fig. 80). Während sich nun die Kernmembran auflöst, rundet sich eine der Tochterplatten ab (Fig. 81, 82), und es treten in ihr die Vakuolen auf, die die Rekonstruktion des Kerns und damit das Interkinesestadium einleiten. Die

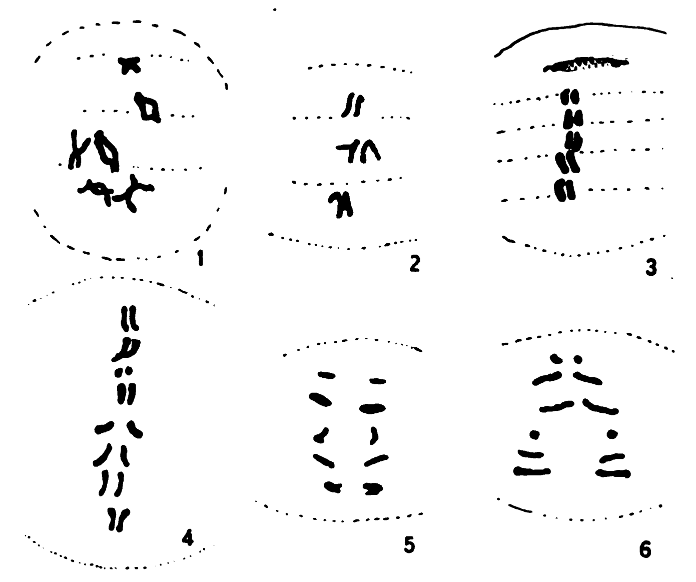


Textfig. I1—9. Chromosomen in verschiedenen Interkinesestadien. Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 3300fach.

andere bleibt unverändert stark färbbar und behält ihre Gestalt viel länger bei; auch wird sie immer kleiner und kompakter (Fig. 81—83). Hierbei wandert sie durch das Entoplasma hindurch ins Ectoplasma (Fig. 82, 83), wird, dort angelangt, leichter schrumpfbar und zeigt nunmehr das typische Bild des pyknotischen ersten

Richtungskörpers: ein stark färbbarer Klumpen, der innerhalb einer Vakuole immer mehr zusammenschmilzt. In den Endstadien, kurz bevor er verschwindet, zeigt er wieder unregelmäßige oft zipfelige Konturen und läßt eine dunkle Rinde von einem hellen Kern unterscheiden (Fig. 91, 95. Diese beziehen sich allerdings auf den II. Richtungskörper, der sich genau so verhält).

5. Interkinese. In dem überlebenden Tochterkern der Reduktionsteilung sind inzwischen Vakuolen aufgetreten, die jedoch — unähnlich den sonstigen Rekonstruktionsphänomen — nicht durch Vermehrung einen Größenausgleich herbeiführen, sondern alsbald ineinander übergehen, so daß in dem aufgeblähten Kern nur wenige



Textfig. J 1—6. Chromosomen der 2. Reifungsteilung. Spindelachsen wagerecht orientiert. Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 3300fach.

Gerüstbalken stehen bleiben (Fig. 81—83). Bei der Rekonstruktion nach einer vegetativen Mitose bleibt das Chromatin im Kerninnern liegen und verteilt sich zwischen den Alveolen; nur die Nucleolarsubstanz sammelt sich an der Kernmembran an. In der Interkinese wird hingegen die gesamte färbbare Substanz an die Peripherie gedrängt. Denn nur an der Kernmembran sieht man in den frühesten Stadien chromatische Klötze, in denen man gelegentlich einen Längsspalt feststellen kann (Textfig. I 1, 2, Fig. 83). Sehr bald wandern diese Gebilde in das Kerninnere und wandeln sich — oft noch bevor sie sich von der Kernmembran loslösen — in Kreuzchen um, deren Balken

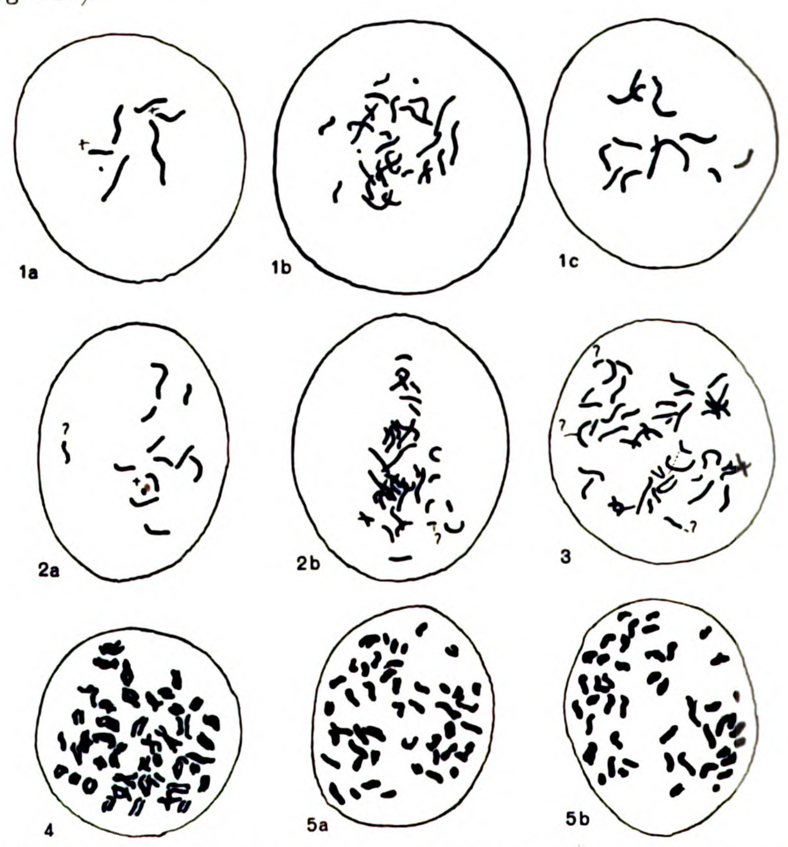
immer länger und dünner werden (Textfig. I 2, 3, 4, Fig. 86, 87). Jedes dieser Kreuzchen besteht aus zwei Chromosomen, die nur an einer Stelle in näherem Kontakt stehen, aber dort keineswegs miteinander verschmolzen sind. Der übrige Kernhohlraum hat inzwischen wieder normale Wabenstruktur angenommen und der Kern fängt an, sich in die zweite Reifungsspindel umzuwandeln (Fig. 88, 89).

6. Äquationsteilung. Die beiden Balken jedes Kreuzchens, in welchen wir die beiden Hälften eines in der Anaphase der Reduktionsteilung[1]) äquationell geteilten Einzelchromosoms zu erblicken haben, verdicken und verkürzen sich nunmehr wieder (Textfig. I 6—9, Fig. 87, 88). Die Kreuzchen ordnen sich zur Äquatorialplatte an (Textfig. J 1, 2, Fig. 89), wobei sich die beiden Balken jedes Kreuzchens zueinander parallel und normal zur Spindelachse einstellen (Fig. 90, Textfig. J 3). Die Verkürzung der Chromosomen schreitet inzwischen immer weiter und am Ende der Metaphase der zweiten Reifungsteilung finden wir wieder dicke kurze Doppelchromosomen in der Äquatorialplatte liegen. Diesmal sind jedoch die beiden (Spalt-)Hälften jedes Chromosoms durch eine mehr oder weniger breite Lücke getrennt (Fig. 91). In der Anaphase wird diese Lücke zunächst erweitert, die Chromosomenhälften rücken immer weiter auseinander, wobei sie sich allmählich parallel zur Spindelachse einstellen (Textfig. J 4—6, Fig. 92, 93). Die Telophase verläuft in derselben Weise wie bei der Reduktionsteilung und auch die Ausbildung des zweiten Richtungskörpers spielt sich ebenso ab wie die des ersten (Fig. 94, 95).

7. Vorkernbildung. Die Rekonstruktion der Vorkerne setzt zunächst wieder mit Vakuolenbildung ein und verläuft sodann ähnlich wie zu Beginn der Interkinese. Unter Schwund einzelner Vakuolenwände bildet sich ein chromatisches Balkenwerk aus, welches zunächst der Kernmembran anliegt und sich dann in Form von kurzen Chromosomen im Kerninnern verteilt (Fig. 96, 97). Diese Chromosomen haben anfangs glatte Konturen und sind nur wenig gewunden; je mehr der Kern an Volumen zunimmt, desto länger und gewundener werden die Chromosomen und desto gleichmäßiger wird ihre Anordnung (Fig. 98, 99). Gleichzeitig bekommen sie rauhe Konturen, senden einzelne Fortsätze aus, die einander begegnen und wenn die Abstände zwischen den einzelnen Chromosomen vollkommen gleich groß sind, so sind diese untereinander durch zahl-

[1]) Dieser Modus findet sich nicht häufig; einwandfrei beschrieben ist er meines Wissens nur für das *Rynchelmis*-Ei von VEJDOVSKY und MRÁZEK und für *Tomopteris*-Spermatozoen von A. u. K. E. SCHREINER.

reiche Brücken verbunden (Fig. 100). Hierbei büßen die Chromosomen ihre Färbbarkeit immer mehr ein, ihre Abgrenzung untereinander wird rasch unkenntlich (Fig. 101) und schließlich hat das Kern innere durch eine der Spiremausbildung völlig konforme Rückdifferenzierung eine gleichmäßige Alveolarstruktur angenommen (Fig. 102).

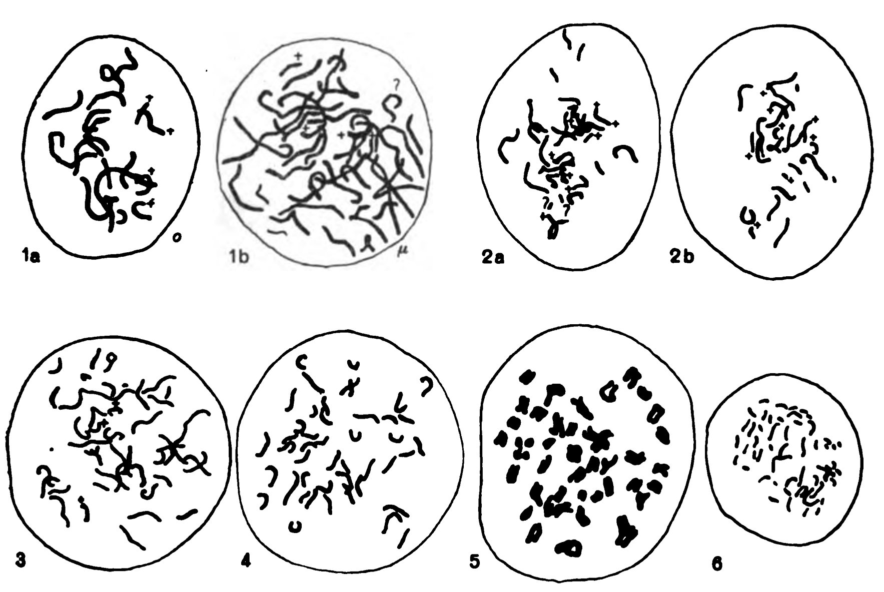


Textfig. K 1—5. Chromosomenzahlen der vegetativen Mitose. 1: Prophase (aus drei Schnitten [a, b, c] zusammengestellt). 2 a, b: Übergang von Pro- zur Metaphase (2 Schnitte). 3: Äquatorialplatte. 4: Desgl. mit bereits gespaltenen Chromosomen. 5 a, b: Tochterplattenpaar. Hier wie in den nächsten 5 Textfiguren sind in der Zeichnung chromatische Brocken, die mit Chromosomen verwechselt werden können, aber keine sind, mit einem Fragezeichen, Chromosomenenden, die an die Schnittfläche stoßen, mit einem Kreuzchen bezeichnet. Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2200 fach.

8. Karyogamie. Noch vor Beendigung dieser Vorgänge ist meist die Zellverschmelzung eingetreten, die beiden Vorkerne legen

sich aneinander und platten sich an der Berührungsfläche ab. Dann schwindet allmählich die Kernmembran an dieser Stelle und die Kerne verschmelzen miteinander. Das Synkaryon ist zunächst deutlich zweiteilig (Fig. 104), dann nimmt es allmählich Kugelgestalt an (Fig. 104). Im Kerninnern sind außer den gleichmäßigen Alveolen einige verstreute chromatische Granula wahrnehmbar.

9. Zahlenverhältnisse. In den Prophasen sowohl der vegetativen wie der progamen Mitose kann man 44 Chromosomen zählen (Textfig. K und L); ebenso in den Äquatorial- und Tochter-

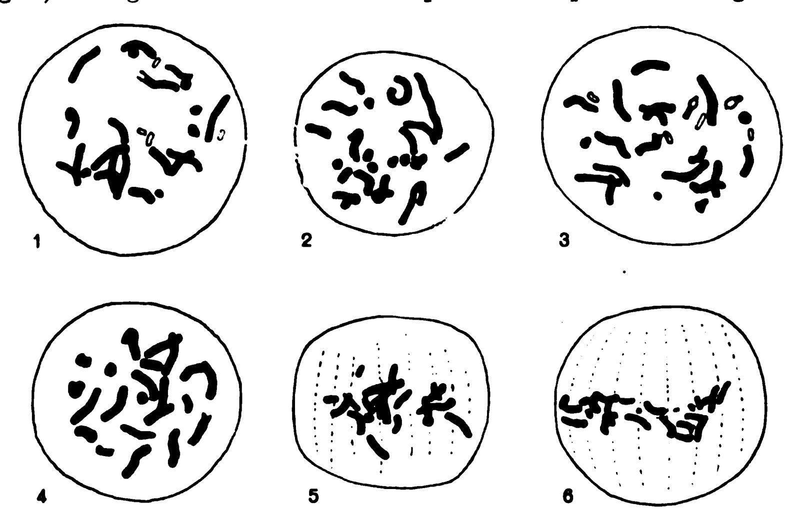


Textfig. L 1—6. Chromosomenzahlen in der progamen Mitose. 1 a, b: Späte Prophase (2 Schnitte). 2 a, b: Übergang zur Metaphase (2 Schnitte). 3, 4: Äquatorialplatten. 5: Desgl. mit gespaltenen Chromosomen. 6: Tochterplatte. 1 u. 5 Hermann, die übrigen Flemming, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2200 fach.

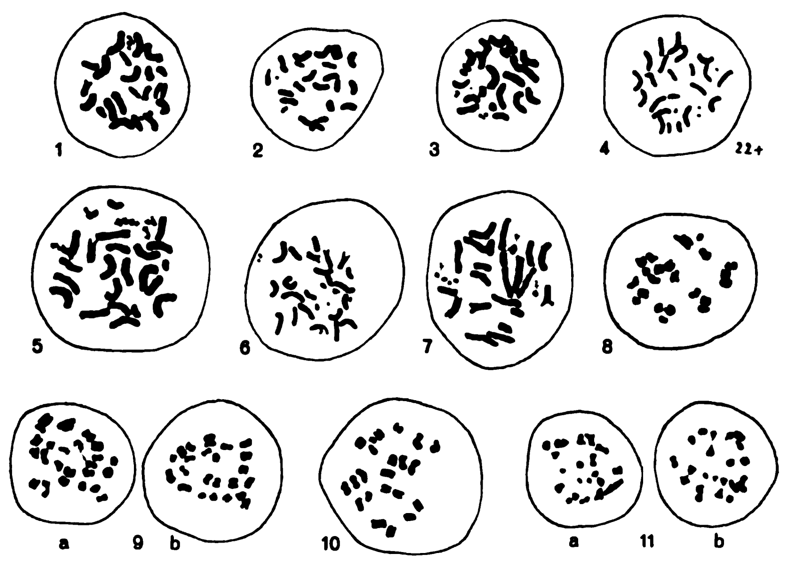
platten beider Teilungen. Daß im Bukett-, Pachytän- und Strepsinemstadium eine auch nur annähernd genaue Feststellung der Chromosomenzahl unmöglich ist, wurde schon oben erwähnt. In der Diakinese sind mit Sicherheit 22 Chromosomen zählbar (Textfig. M). Ebenso — wenn auch infolge der Einstreuung von Nucleolarsubstanz nicht immer ganz klare Verhältnisse vorliegen, — kann man in den Äquatorial- und Tochterplatten der Reduktionsteilung 22 Chromosomen zählen (Textfig. N).

Am leichtesten fällt das Zählen der Chromosomen in der Interkinese, da hier eine Verwechslung der kreuzchenförmigen Chromo-

somen mit den Brocken und Stäbchen der Nucleolarsubstanz ausgeschlossen ist; auch hier beträgt die Zahl der Kreuzchen 22 (Textfig. O). Infolge der schon in der Metaphase der Äquationsteilung statt-

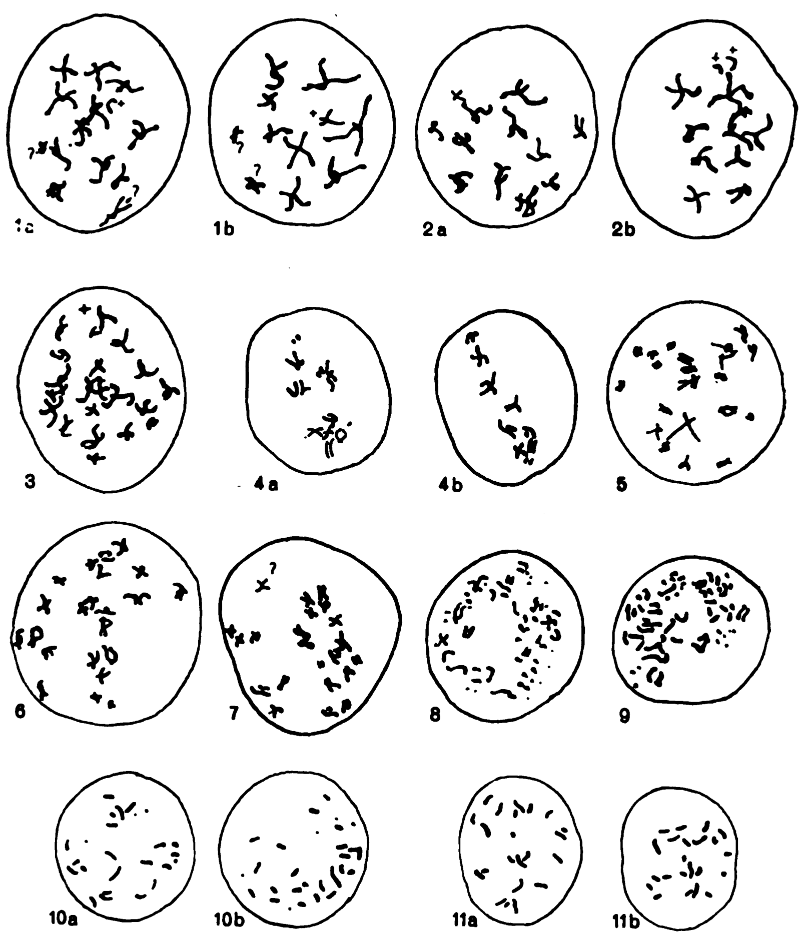


Textfig. M. 1—6. Chromosomenzahlen im Diakinesestadium (1—4) und in der 1. Reifungsteilung (5, 6). Totopräparate, Bouin, Hämalaun. Vergr. ca. 2200 fach.



Textfig. N 1—11. Chromosomenzahlen in der 1. Reifungsteilung.
1—7 Äquatorialplatten, 8—11 einzelne Tochterplatten bzw. -paare (a, b).
Hermann (4, 6 und 11 Flemming), 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2200 fach.

findenden Trennung der Kreuzchen zeigen die Äquatorialplatten im Übergang zur Anaphase dieser Teilung oft 44 Chromosomen (Textfig. O 8, 9). In den Tochterplatten der Äquationsteilung finden wir schließlich wieder 22 Chromosomen (Textfig. O 10, 11).



Textfig. O 1—11. Chromosomenzahlen in der Interkinese (1 a, b, 2 a, b: je zwei Schnitte eines Kernes) und 2. Reifungsteilung. 3, 5, 6, 7: Äquatorialplatten in Polansicht. 4 a, b: Desgl. in Seitenansicht (2 Schnitte). 8, 9: Beginnende Anaphase in Polansicht. 10, 11: Tochterplattenpaare. Hermann (11 Flemming), 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2200 fach.

Somit erfolgt bei *Actinophrys* eine Reduktion der Diploidzahl 44 in der ersten Reifungsteilung nach vorangehender Pseudoreduktion auf die Haploidzahl 22.

10. Größenverhältnisse. Schließlich wäre noch auf die verschiedene Größe der Chromosomen, die schon in den Äquatorialplatten der vegetativen und progamen Mitose andeutungsweise, in der Diakinese (Textfig. M 3, 5) und Äquatorialplatte der Reduktionsteilung deutlicher und im Bukettstadium (Textfig. E 5, F 2) und Interkinese ganz sinnfällig zum Vorschein kommt (Textfig. I 6, O 1—3). Da in der Diakinese die beiden Hälften jeden Doppelchromosoms sichtlich gleichlang sind, so kann man die Summe der Kreuzchen des Interkinesestadiums als die eine der beiden Chromosomengarnituren, die im diploiden Kern vorhanden sind und deren homologe Glieder miteinander parallel konjugieren, auffassen. Eine genaue Seriierung der einzelnen Chromosomen nach ihrer Größe ist infolge ihrer geringen Dimensionen und der verschieden starken Kontraktion auf ein und demselben Stadium unmöglich; in jeder haploiden Garnitur sind 8—12 ziemlich große und 3—4 ganz kleine Chromosomen stets erkennbar (Textfig. O 2, 4, 5).

11. Es ist dies nicht der erste Fall des Nachweises einer Zahlenreduktion bei Protozoen, die im Gegenteil bei einigen Ciliaten (z. B. *Didinium nasutum*) und vor allem bei Coccidien (*Aggregata* und *Karyolysus*) vielleicht noch überzeugender erbracht wurde; wohl aber dürften wir bei *Actinophrys* das „schema hétérohoméotypique“ GREGOIRE's zum erstenmal bei einem Protozoon verwirklicht finden. Die Übereinstimmung der meisten, besonders aber der Bukett- und Strepsinemstadien mit den entsprechenden Stadien der Keimzellreifung bei vielzelligen Organismen weist neuerdings auf die fundamentale Bedeutung der die Reduktionsteilung einleitenden Vorgänge für das gesamte Organismenreich hin. Dieser Hinweis wird vielleicht noch eindringlicher durch den Umstand, daß wir es hier, wie auch bei *Actinosphaerium*, bei dem dieselben Chromosomenverhältnisse obwalten dürften [1]) mit einer extremen Form der Selbstbefruchtung zu tun haben, wodurch der Vorgang der Parallelconjugation etwas von seinem teleologischen Beigeschmack, der durch die crossing-over

[1]) Die Übereinstimmung des Bukettstadiums bei *Actinophrys* mit dem Stadium des „heteropolen Kerns“ bei *Actinosphaerium* nach der Schilderung HERTWIG's, (das ja auch bereits vom Ehepaar SCHREINER im Sinne der Theorie der Parallelconjugation interpretiert wurde), ist wohl ohne weiteres erkennbar, und es scheint bei der sonstigen Übereinstimmung in den Befruchtungsvorgängen beider Formen die Annahme wohl nicht allzu gewagt, daß auch die übrigen Reduktionsphänomene in derselben Weise ihren Verlauf nehmen, wie bei *Actinophrys*. Nur dürfte bei *Actinosphaerium* die Klarheit dieser Verhältnisse durch die hohe Zahl der Chromosomen (ca. 150 nach HERTWIG) und vielleicht auch durch ungünstige Reaktion des Chromatins auf Fixierungsagentien verschleiert sein.

Theorie MORGAN's eher noch erhöht wurde, verliert. Die (sit venia verbo) „Sinnlosigkeit“ eines solchen Vorganges, bei dem dieselben Chromosomengarnituren in steter Folge immer wieder rekombiniert werden (die einzige Abwechslung im Chromosomensatz könnte höchstens durch die Elimination der Richtungskörper zustande kommen) zeigt, daß wir es hier mit Prozessen zu tun haben, die eben durch die in den Vorbereitungsstadien der Reduktionsteilung eintretende „physiologischen Situation“ zwangsläufig induziert werden. In welcher Weise der hier aufgezeigte Chromosomenzyklus eine Stütze für eine neue Auffassung der Protozoenkerne vom vergleichend morphologischen Standpunkt bietet, habe ich zwar in meiner vorläufigen Mitteilung bereits angeführt, will es aber der Vollständigkeit halber hier nochmals kurz auseinandersetzen.

Obwohl man schon seit langem die Protozoenzelle nicht mehr als einfach organisiertes, primitives Gebilde betrachtet, suchte man doch auch weiterhin diesen phylogenetischen Gesichtspunkt für einzelne ihrer Teile beizubehalten; besonders war dies bei der Betrachtung von Kernbau und Kernteilungsvorgängen der Fall. Es ist noch nicht sehr lange her, daß man im Protistenreich alle möglichen Übergänge von der Mitose zur Amitose festgestellt zu haben meinte; ich erinnere an die verschiedenen Klassifikationen der Kernteilungstypen und Termini, wie Promitose, Haplomitose usw. Als diese Ansicht fallen mußte, als sich alle diese Übergänge als mehr oder weniger modifizierte Mitosen entpuppten, wollte man doch auch weiterhin einfachere, „primitivere“ Verhältnisse sowohl in der verschiedenartigen Ausbildung der lokomotorischen Strukturen, wie auch in dem Verhalten der Chromosomen bei den Protozoen fixiert finden. Wenn man den Versuch macht, die erstere in eine morphologische Reihe zu bringen, so stößt man auf dieselben Schwierigkeiten, wie bei den meisten derartigen Versuchen bei Protozoen; die Entscheidung, was hier primitiv ist und was abgeleitet, bleibt letzten Endes doch Geschmacksache. Die ganze Fruchtlosigkeit solcher Betrachtungen zeigen am besten z. B. neue Beobachtungen von ARNDT, der bei Amöbenmitosen extranucleäre Centren nachweisen konnte; damit verliert eines der Hauptmerkmale einer primitiven Mitose, der intranucleäre Ursprung der Kernteilungsfigur, seinen Wert. Und die größere oder geringere Ausbildung der Faserstruktur als Maßstab zu nehmen (wie dies z. B. REICHENOW tut), ist auch nicht zulässig, da wir auch bei Kernteilungen, die nach ihrem sonstigen Verlauf als hochausgebildet angesehen werden müssen, eine sehr schwache

oder gar keine Ausbildung von Spindelfasern vorfinden (z. B. Pollenschlauchkerne von Angiospermen).

Für die Chromosomen der Protisten wurde und wird vielfach ein Merkmal als wesentlich angesehen, durch das sie in zwei scharf getrennte Gruppen zerfielen: Querteilung oder Längsteilung; ersterer Modus wird natürlich als primitiv angesehen. Dieser Unterschied besteht eigentlich nur bei Chromosomen, die bis zu ihrer Teilung stäbchenförmig bleiben; bei solchen, die in allen drei Dimensionen gleichmäßige Ausdehnung haben, ist er indiskutabel. Ich habe bei Thecamöben gezeigt, daß wir auch bei scheinbarer Querteilung berechtigt sind, prinzipiell dasselbe Verhalten wie bei Metazoenchromosomen anzunehmen, da die Prophasen deutliche Spiremstrukturen zeigen. Auch bei *Actinophrys* könnte eine flüchtige Betrachtung leicht zur Annahme einer Querteilung verführen (Fig. 13, 75). Diese wird überhaupt überall dort stets vorgetäuscht werden, wo der Viskositätsgrad des Chromosoms im Moment des Auseinanderweichens ziemlich niedrig ist, wie man sich an Hand von Textfigur A ebenfalls leicht veranschaulichen kann.

Weiterhin sei auf den einwandfreien Nachweis der Zahlenkonstanz bei *Vahlkampfia* (ein Standardbeispiel von Querteilung der Chromosomen) durch KÜHN hingewiesen. Hierzu kommen noch die verschiedenen Nachweise von Zahlenreduktion von Chromosomen im Zusammenhang mit der Befruchtung und schließlich die vorderhand noch spärlichen Beobachtungen synaptischer Phänomene bei Protisten; einwandfrei sind sie bis jetzt nur bei Coccidien (*Aggregata*, *Karyolysus* und *Adelea*) und bei *Actinophrys* nachgewiesen; aber auch für Ciliaten (Sichelstadium), *Amoeba diploidea* und *Amoeba mira* sowie Microsporidien (*Thelohania*) dürfte ihr Nachweis nicht lange auf sich warten lassen, da schon viele fragmentarische Hinweise auf ihr Vorhandensein bereits vorliegen.

Zieht man all dies in Betracht, so kann man die Behauptung aufstellen, daß die Chromosomen der Protisten prinzipiell den Chromosomen der Vielzelligen homolog sind; da die wesentlichen Punkte ihres Formwechsels: Teilungsmodus, Zahlenkonstanz und Reduktionsphänomene (die Individualität ist bis jetzt nur für Coccidien nachgewiesen) beiden gemeinsam sind. Die einzige Protistengruppe, für deren Kernbau dieser Satz vorläufig keine Gültigkeit beanspruchen kann, sind die Peridineen, deren Chromosomen- und Kernteilungsverhältnisse heute noch ganz unklar und unverständlich sind.

Actinophrys (und ebenso die Coccidien) liefert uns aber weiter

noch einen weiteren Gesichtspunkt. Wir sehen hier einen völlig metazoenartigen Chromosomenzyklus mit einer durchaus „aberranten" Ausbildung der lokomotorischen Strukturen — intranucleäre Spindel, Polplatten und Polkappen — kombiniert. Diese Unabhängigkeit (vergleichend morphologisch gesprochen) der Chromosomenausbildung von der lokomotorischen Struktur läßt sich noch an anderen Beispielen demonstrieren und führt schließlich zu der von mir (1921) bereits einmal ausgesprochenen Formulierung[1]: Die große Formenmannigfaltigkeit der Kernteilungstypen, die wir bei den Protisten antreffen, ist ausschließlich ein Ausdruck der verschiedenartigen Ausbildung der lokomotorischen Komponente, also der Spindelstrukturen, Nucleolozentrosomen usw. Diese ist es, die einer Protistenmitose einfachen oder bizarren Charakter verleiht. Nur soweit ihre Wirkungsweise auf den Formwechsel der generativen Komponente übergreift, wird auch diese stark abgeändert, im wesentlichen zeigen aber die Chromosomen, wie im übrigen Organismenreich, so auch bei den Protisten (soweit wir überhaupt Kerne feststellen können) überall dieselbe stereotype Ausbildung ihres Formwechsels.

c. Die lokomotorische Komponente.

Unter diesem Terminus sollen hier alle Strukturkomplexe und strukturellen Veränderungen, für die während der Kernteilungsvorgänge eine Beziehung zum Mechanismus der Kernteilung wahrscheinlich gemacht werden kann, zusammenfassend beschrieben werden: also die intranucleären Spindelstrukturen und die Polkappen resp. deren Homologa. Über erstere wurde schon bei der Schilderung der vegetativen Mitose das Meiste gesagt, ihre Ausbildung und Schicksal erfolgt bei den drei anderen Teilungen in prinzipiell derselben Weise: die Spindelfasern entstehen durch reihenweise Anordnung der Alveolen des Kerninnern parallel zur Spindelachse. Zeitlich steht diese Umordnung in engstem Zusammenhang mit dem Zusammenrücken der Chromosomen in die Äquatorialplattenebene (Fig. 11, 71, 89). Hierbei kann noch zweierlei festgestellt werden; erstens: die Anordnung in Längsreihen beginnt in der Mitte des Kernes, also um die Spindelachse herum und greift erst allmählich zur Peripherie über. Auf optischen Querschnitten, wie sie die Tafelfiguren darstellen, ist das nicht so deutlich kenntlich zu machen,

[1]) Sie ermöglicht vielleicht auch einmal ein Verständnis der Peridineenmitose, resp. ihre Einordnung in das allgemein gültige Mitosenschema.



doch kann man bei Stadien, die den Figuren 11, 71, 89 entsprechen, sich stets durch die Einstellung auf die Kernoberfläche von der hier ganz regellosen Anordnung der Kernalveolen überzeugen. Die zweite Erscheinung steht vielleicht mit der ersten in Zusammenhang; sie tritt bei der ersten Reifungsteilung am deutlichsten zutage: wenn sich die Chromosomen zur Äquatorialplatte anzuordnen beginnen, so beobachtet man zwischen dem Stadium der Fig. 69, wo die Wanderung in die Äquatorialebene beginnt, und dem der Fig. 73, wo bereits alle Chromosomen in dieser Ebene liegen, eine axiale Lücke in dem Chromosomenhaufen (Fig. 41), die sich bald schließt. Weniger deutlich ist dieses Phänomen bei den anderen Teilungen wahrzunehmen (Fig. 90). Ich bin überzeugt, daß wir es hier mit einer Erscheinung zu tun haben, die zu dem Mechanismus der karykinetischen Figur in engster Beziehung steht, doch kann ich vorläufig nicht über diese Vermutung hinausgehen.

Bis zum Moment der Anaphase bleibt der Aufbau der Spindel aus parallelen Wabenreihen deutlich erkennbar: die axialen Reihen verlaufen ganz gerade, die meridionalen etwas gekrümmt. Letztere sind überdies infolge der Tonnenform der Spindel etwas kürzer, und die ganz peripher gelegenen, die jedoch von der Kernmembran stets durch einen ca. 1 μ breiten Raum getrennt sind, reichen nicht bis zu den Polplatten. Diese sind bei den zwei Reifungsteilungen nicht so deutlich erkennbar wie bei der vegetativen und progamen Mitose (vgl. Fig. 13, 43, 44 mit Fig. 73, 74, 91, 93). Über ihre Entstehung ist nicht viel zu sagen: an den Polseiten des Kerns sondert sich dicht unter der Kernmembran eine ganz schmale homogene Zone ab, die, indem sie die Nucleolarkörner binnenwärts drängt, eine Breite von 1 μ erreicht; von da ab bis zur beginnenden Telophase bleibt diese Struktur stationär, um dann ebenso allmählich zu schwinden.

Die Spindelfasern beginnen ebenfalls mit Einsetzen der Anaphase zunächst ihre Querverbindungen einzubüßen. Im weiteren Verlauf der Teilung schwindet die Faserstruktur zunächst in den polwärts von den Tochterplatten gelegenen Spindelteilen. Zwischen den Tochterplatten bilden sich zunächst vollkommen parallel gerade, später wellig verlaufende, richtige „Fasern“ aus, die dann in der Telophase ebenfalls resorbiert werden. Besonders deutlich tritt dieses Phänomen bei den Reifungsteilungen (Fig. 78, 81, 94, 95) auf.

Die Spindel selbst, also der Kern, hat auf dem Metaphasestadium in der vegetativen wie progamen Mitose kurztonnenförmige Gestalt; in den beiden Reifungsteilungen ist sie mehr spindelförmig: die Pole

sind weniger scharf abgestutzt und die Seitenteile mehr ausgebaucht. In der Anaphase erfolgt zunächst eine Streckung der ganzen Spindel und dann eine Volumverminderung ihrer zwischen den Tochterplatten gelegenen Teile.

Schließlich wären noch zwei regelmäßig auftretende Schrumpfungsphänomene zu erwähnen, die bei allen Teilungen, am deutlichsten jedoch bei der vegetativen und progamen Mitose zu beobachten sind. Erstens eine feine Faltung oder Wellung der Kernmembran an den Polseiten, die am Ende der Metaphase auftritt und mit Beginn der Telophase schwindet (Fig. 13, 14, 44, 73, 77, 78, 92, 93). Zweitens eine äquatoriale Ausbauchung der Kernmembran in der frühesten Anaphase, die ihrerseits noch einmal innerhalb ihres Bereiches eine Ringfurche zeigen kann (Fig. 14, 44, 76, 77). An dieser Stelle zieht sich auch der Kerninhalt von der Kernmembran stets mehr oder weniger weit zurück, während er (d. h. also die Polplatten) an den Polseiten daran haftet.

Als extranucleärer Bestandteil der lokomotorischen Komponente sind die Polkappen (Plasmakegel bei *Actinosphaerium* nach HERTWIG's Terminologie) anzusprechen; ja, aus ihrem frühesten Auftreten in der Karyokinese könnte man sogar den Schluß ziehen, daß ihnen eine aktive Rolle zukommt. Ihre Entstehung und Verhalten während der vegetativen Mitose wurde oben bereits geschildert, ebenso wurde bereits erwähnt, daß sie sich bei der progamen Mitose in derselben Weise verhalten. Nur kann man bei letzter infolge des Wegfalls der Achsenfäden deutlich feststellen, daß die Polkappen die Centren einer feinen Plasmastrahlung bilden (Fig. 13, 44, 45). Da die in der ruhenden Zelle vorhandenen Radiärstrukturen der innersten Plasmaschicht schon im Spiremstadium verschwunden ist, so muß man diese Polstrahlungen als Phänomen sui generis auffassen, besonders im Hinblick auf die folgenden Veränderungen, denen das Substrat der Polkappen meiner Auffassung nach unterworfen ist.

In der Telophase der progamen Teilung verschwinden die Polkappen in derselben Weise wie bei der vegetativen Mitose, indem sie unter allmählicher Volumenabnahme um die Tochterkerne herumfließen (wofür auch die Ausbreitung der radiären Anordnung der Alveolenreihen des Entoplasmas an der Kernmembran spricht (Fig. 47, 48)), bis sie sich der Beobachtung entziehen.

Sobald nun im Kern sich die Chromosomen zum Bukett anzuordnen beginnen, bemerkt man an dem Pol, dem die freien Enden der Chromatinschleifen zugekehrt sind, zunächst eine leichte Konvergenz radiär gestellter Alveolenreihen (Fig. 50, 51). Die von Fett-

tropfen und Lipoblasten freie Entoplasmazone ist an dieser Stelle erweitert und bald wird im Centrum dieser unipolaren Plasmaansammlung eine homogene Verdichtung immer deutlicher bemerkbar, die der Kernmembran dicht anliegt und nunmehr den Mittelpunkt einer feinen Strahlung bildet, die nach der Peripherie zu in die radiären Alveolenreihen allmählich übergeht (Fig. 52—56). Da diese Plasmaverdichtung, in der nach Fixierung mit Sublimat- und Pikrinsäuregemischen gelegentlich eine mehr oder weniger große Partie sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt (Fig. 57) (was bei Fixierung mit OsO_4gemischen nie der Fall ist), genau an dem Kernpol liegt, an dem bei Metazoen das Centriol zu finden ist, da ich ferner eine Kontinuität mit den Polkappen wahrscheinlich machen kann, so bezeichne ich diese Struktur als das Archoplasma. Die ganze Erscheinung erreicht ihren Höhepunkt gegen Ende oder kurz nach der Parallelconjugation der Chromosomen. Sobald sich die freien Enden der Chromosomen vom Kernpol abzulösen beginnen, schwindet zunächst die Strahlung, bald ist auch das Archoplasma nicht mehr nachweisbar, und als letztes bleibt der körnerfreie Entoplasmabereich übrig, der schließlich im Strepsinemstadium einer gleichmäßigen Ausbreitung um den Kern herum Platz macht (Fig. 58—63).

Soweit die tatsächlichen Feststellungen.

Ich will nun zunächst die Umstände anführen, die dafür sprechen, daß das Archoplasma aus einer Umwandlung der Polkappensubstanz entsteht. Erstens ist die Entstehungsweise eine ebenso allmählich von der Kernmembran gegen die Peripherie fortschreitende, wie bei den Polkappen; das Verschwinden dieser Struktur erfolgt ebenfalls durch allmähliche Ausbreitung an der Kernmembran (Fig. 58, 59). Zweitens fällt es auf, daß der Kernpol, dem sich die freien Chromosomenenden zuwenden, zwar auf der Höhe des Bukettstadiums beliebig orientiert sein kann (meist liegt er allerdings normal zur Teilungsachse der beiden Gameten), jedoch in dessen Anfangsstadien stets genau in der ehemaligen Spindelachse gelegen ist. Wenn wir nun bedenken, daß vorher an derselben Stelle die Polkappen waren und daß zwischen Telophase der progamen Mitose und Bukettstadium kein Ruhekernstadium eingeschaltet ist, so gewinnt dieser Befund an Beweiskraft. Als dritte Stütze meiner Auffassung möchte ich schließlich die große Affinität sowohl von Polkappen, wie Archoplasma zu Säurefuchsin (nach Pikrinsäure- und Sublimatfixierung) anführen; dieselbe Affinität zeigt im Pachytän- und Strepsinemstadium die die Kernmembran unmittelbar berührende Plasmaschicht (Fig. 63). In solchen Präparaten läßt

sich auch die Rückdifferenzierung des Archoplasmas am besten beobachten.

Ferner wären bereits hier die Beziehungen des Archoplasmas von *Actinophrys* zu den Centrosomen der Metazoen, aber auch zu denen von *Actinosphaerium* zu erörtern. HERTWIG hat bei letzterem die Entstehung von Centrosomen aus dem Kern im Bukettstadium beschrieben, die dann persistieren und nach Zweiteilung an die Pole der ersten Reifungsspindel treten. Und zwar soll das Centrosom an dem Kernpol, dem die freien Chromosomenenden zugekehrt sind, aus eben diesen Chromosomenenden hervorsprossen: allerdings spricht HERTWIG nicht von individualisierten Chromosomen, sondern nur von einem polar orientierten Balkenwerk. Nun habe ich schon oben auf die weitgehende Übereinstimmung zwischen *Actinosphaerium* und *Actinophrys* hingewiesen; zunächst sei betont, daß ich die Korrektheit der HERTWIG'schen Darstellung nicht im mindesten in Zweifel stellen will, auch da nicht, wo ich zu anderen Interpretationen gekommen bin und wo sie von meiner Darstellung der entsprechenden Stadien von *Actinophrys* abweicht. Im Gegenteil, die HERTWIG'sche Darstellung der Wanderung der Centrosomen nach den Polen der ersten Reifungsspindel ergänzt meine Schilderung aufs beste, da sie den Zusammenhang [1]) zwischen Archoplasma und Polkappen der ersten Reifungsteilung deutlicher erweist als bei *Actinophrys*. Was nun diesen letzten Punkt anbelangt, so muß ich darauf aufmerksam machen, daß HERTWIG zwar Zweiteilungsstadien der Centrosomen, aber keine Zwischenstadien ihrer Wanderung um den Kern herum abbildet. Das erste Stadium (HERTWIG's Tafel V Fig. 5—7) nach der Trennung der Centrosomen zeigt bereits beide an entgegengesetzten Kernpolen an den Enden von Plasmakegeln (= Polkappen) und entspricht meinen Figuren 67—70.

Was aber die Entstehung des Centrosoms aus den Chromosomenenden anbelangt, wobei zunächst ein chromatischer Körnerhaufen entsteht, der dann auf ein Centriol reduziert wird, so läßt sich ein solcher Vorgang, mit der Anschauung, die wir seit dem Erscheinen der HERTWIG'schen Arbeit über das Verhalten der Centriolen gewonnen haben, nicht gut vereinbaren. Alle Schwierigkeiten werden

[1]) Der Zusammenhang zwischen den Polkappen der progamen Teilung (Primärcaryokinese) und dem Archoplasma wird zwar für *Actinosphaerium* von HERTWIG nachdrücklich bestritten, ist aber durch die nahezu völlige Übereinstimmung der Polkappen der progamen Mitose mit denen der Reifungsteilungen bei *Actinophrys* unter Berücksichtigung der Kontinuität zwischen Archoplasma und Polkappen der Reifungsteilung bei *Actinosphaerium* als nahezu erwiesen zu betrachten.



aber sofort behoben, wenn wir nicht die stark färbbare und in wechselnder Zahl und Masse auftretenden Granulationen als das Wesentliche dieser Strukturen betrachten, sondern den Plasmabezirk, in dem sie auftreten, der das Centrum von Strahlungen bildet und vielleicht auch gemäß der Annahme Buchner's einen aktiven Einfluß auf die Orientierung der Chromosomen ausübt. Wir hätten es dann eben mit einer lokomotorischen Struktur zu tun, deren Aktionszentrum nicht auf ein individualisiertes Centriol beschränkt, sondern auf eine besonders differenzierte Plasmapartie diffus verteilt ist; solche Strukturen finden sich in den Polkappen der Ciliaten, den extranucleären Centren verschiedener *Limax*-Amöben (Arndt), und vielleicht ist auch die Sphäre von *Noctiluca* und die Caryosome der Vahlkampfien hinzuzuzählen. Die Hertwig'schen Centrosomen wären dann als eine Besonderheit von *Actinosphaerium* zu betrachten, derzufolge bei der Fixierung im Archoplasma und den Polkappen der Reifungsteilungen verschieden starke Fällungsprodukte zustande kommen, die sich dann mit Eisenhämatoxylin färben. Bei *Actinophrys* kommt ja ähnliches im Bukettstadium und den Prophasen der beiden Reifungsteilungen ebenfalls zustande (Fig. 57, 67, 68, 70, 88). Hingegen sind in denselben Präparaten auf den anderen Stadien der Reifungsteilungen derartige Granulationen nie zu beobachten, vor allem nicht in der Periode zwischen Bukettstadium und Diakinese.

Was nun die Homologisierung von Metazoencentriolen resp. -Archoplasmen und *Actinophrys*-Polkappen resp. -Archoplasma anbelangt, so erhellt dieselbe wohl hinlänglich aus den beiderseits übereinstimmenden Lagebeziehungen zum Kern resp. den Spindelpolen und den von ihnen ausgehenden Strahlungen; solange wir über die Funktion dieser Gebilde nichts wissen, wäre jedes weitere Wort darüber müßig.

Die Polkappen der beiden Reifungsteilungen verhalten sich genau so wie in den anderen Kernteilungen, sie treten — mit der oben erwähnten schwärzbaren Verdichtung (Fig. 67, 68, 70) im Centrum — das erste Mal gegen Ende des Strepsinemstadiums an zwei, wenn auch nicht stets genau diametral gegenüberliegenden Kernpolen auf, vergrößern sich bis zur Metaphase und verschwinden in der Telophase. Ihr Schicksal während der Telophase und Interkinese ist nicht feststellbar, da im Gegensatz zu *Actinosphaerium* jegliche Strahlung fehlt. In der zweiten Reifungsteilung treten sie gegen Ende der Interkinese wieder an zwei Kernpolen auf (Fig. 87); die mit Eisenhämatoxylin färbbare Verdichtung (Fig. 88) ist auch

hier gelegentlich zu beobachten. Von der Telophase der zweiten Reifungsteilung an ist über die Polkappen nichts mehr zu sagen. In beiden Reifungsteilungen ist die Form der Polkappen, gleich der Spindel, in der Richtung der Spindelachse etwas in die Länge gezogen und leicht zugespitzt; wahrscheinlich eine Folge der Anhäufung von Fetttropfen im Plasma. Auch ist ihre Abgrenzung gegen das Entoplasma weniger deutlich.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß die lokomotorische Komponente in einen intranucleären Anteil, die Spindel und einen extranucleären, die Polkappen, zerfällt; letztere treten im Bukettstadium in einer besonderen Erscheinungsform, dem Archoplasma, auf und sind vielleicht als den Centriolen der Metazoen homologe, nur nicht so stark kondensierte aktive Kraftzentren aufzufassen.

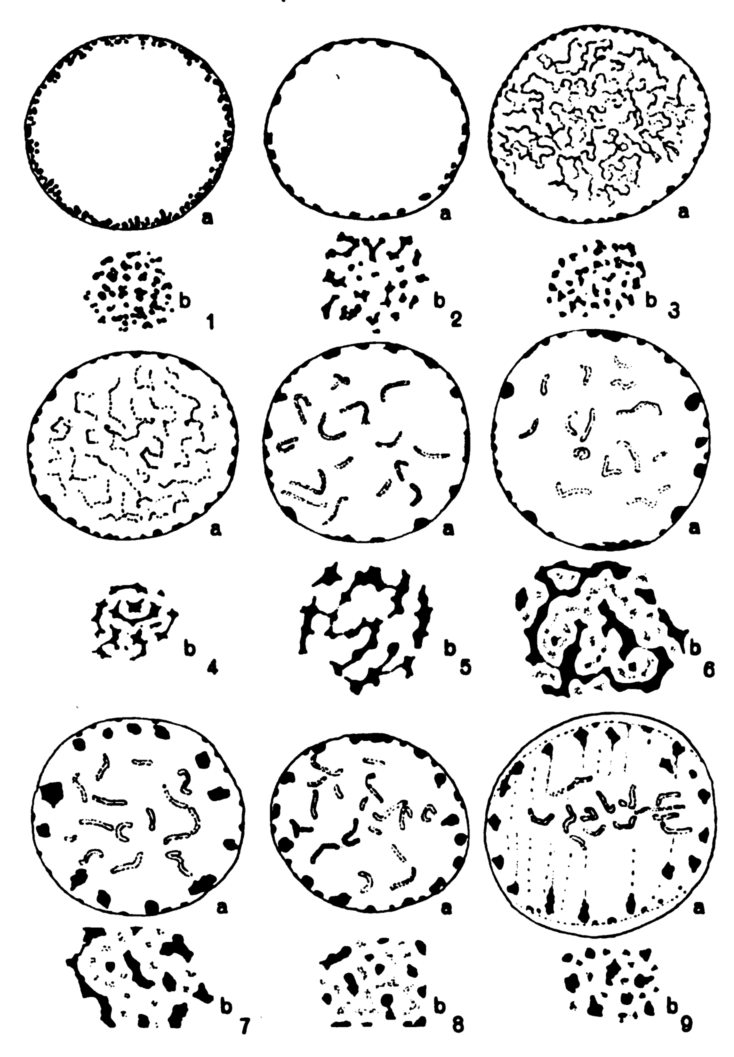
d. Die Nucleolarsubstanz.

Bisher haben wir bei der Verfolgung der Befruchtungsvorgänge am Kern das Verhalten des chromatischen Wandbelags außer acht gelassen; dieses soll jetzt ebenfalls im Zusammenhang geschildert werden. Bei der Beschreibung der vegetativen Mitose wurde der Formwechsel der Nucleolarsubstanz (eine Bezeichnung, die hier freilich zunächst wenig angebracht erscheint, deren Begründung jedoch aus dem Folgenden erhellt) bereits in groben Umrissen geschildert. Da er sich bei der progamen Mitose genau so verhält, so seien die feineren Details an dieser beschrieben (Textfig. P, Q), damit die daraufolgenden Vorgänge unmittelbar daran anschließen können.

Im ruhenden Kern (Textfig. P 1) erscheint diese Substanz im optischen Querschnitt als eine Schicht mehr oder weniger rundlicher Körner, die an der Kernmembran nicht ganz gleichmäßig, in ein- bis dreifacher Lage angeordnet sind. In Flächenansicht bieten sie das Bild der Textfig. P 1 a. Sie zeigen starke Affinität zu Eisen- und Alaunhämatein, ferner zu Safranin; bei Methylgrün-Fuchsin-Orange G-Färbung fällt die Reaktion nie klar aus.

Bevor noch im Kern sich die ersten Anzeichen einer Spirembildung bemerkbar machen, sieht man die ersten Veränderungen an diesen Körnern vor sich gehen, denen sich ihre weitere Umwandlung zwanglos anreihen läßt, und die daher als die ersten Anzeichen der beginnenden Kernteilung anzusehen sind. Sie haben an Volumen zugenommen, liegen jetzt nur in einfacher Schicht (Textfig. P 2) und in der Flächenansicht zeigen sie etwas zackige Umrisse sowie zarte Verbindungsbrücken. Während der Spirembildung schreitet die Volumzunahme der Brocken vorwärts, mit ihr

ist eine Verminderung ihrer Zahl verbunden und die Bilder der Textfig. P4—6 lassen sich wohl nicht anders denn als Zusammenfließen der einzelnen Brocken auf dem Wege der Verbindungsstrecken



Textfig. P1—9. Veränderungen der Nucleolarsubstanz während der progamen Mitose von deren Anbeginn bis zur Spindelbildung. a: optischer Durchschnitt. b: Oberflächenansicht. Nucleolarsubstanz schwarz, Chromosomen mit punktierten Konturen. Flemming oder Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1700fach.

deuten. Zieht man hierzu noch die im optischen Querschnitt sichtbare Abrundung gegen das Kerninnere und die mit Worten schwer

zu schildernde rundzackige Kontur in der Flächenansicht in Betracht, so gewinnt man den Eindruck, daß es sich hier um Tropfen einer zähen Flüssigkeit handelt, die zur Kernmembran große Adhäsion hat (daher die gezackten Umrisse) und gegen das Kerninnere eine Zunahme ihrer Oberflächenspannung erfahren hat (Abrundung und Zusammenfließen). Bemerkenswert ist ferner noch, daß in dem freien Raum zwischen den einzelnen Brocken sich eine zweite, weit schwächer färbbare Substanz ansammelt, die diese Veränderungen wiederholt (Textfig. P6–9).

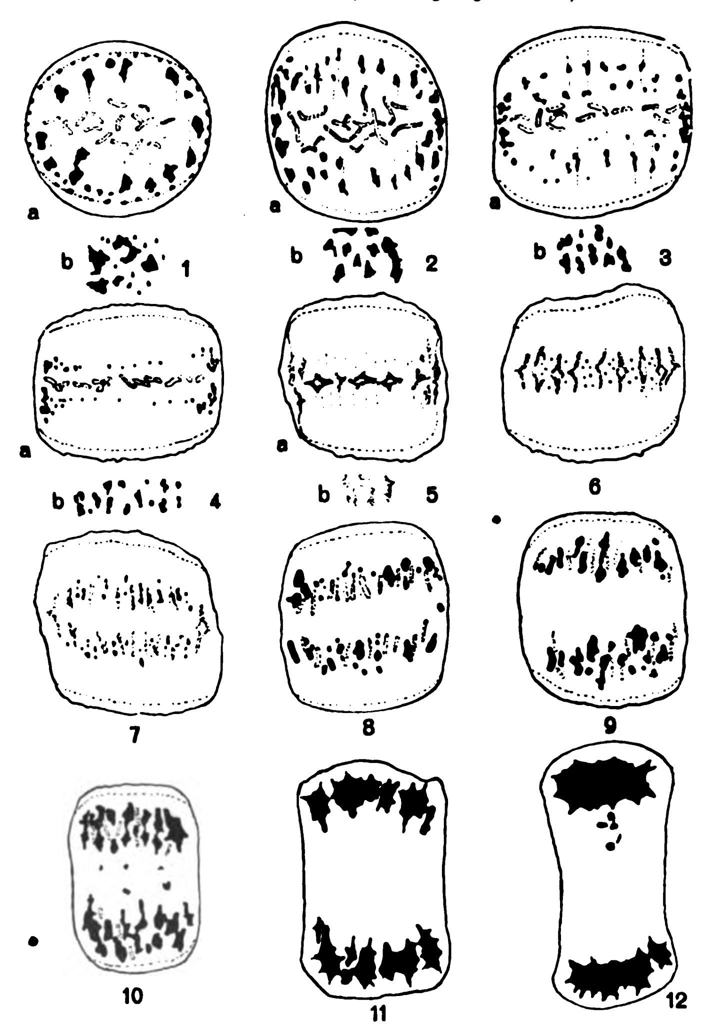
Kurz vor dem Übergang zur Metaphase setzt eine neue Veränderung ein, die Brocken nehmen jetzt nicht mehr an Volumen zu, sind auch nicht mehr untereinander verbunden sondern sie beginnen sich von der Kernmembran abzulösen, zuerst an den Spindelpolen, wo sie von den entstehenden Polplatten gleichsam nach innen geschoben werden (Textfig. P7, 9). Ihre Abrundung, die aber nie zur richtigen Tropfenform führt, hat jetzt ihren Höhepunkt erreicht (Textfig. P7, 8). Denn sowie die Anordnung der Kernalveolen zu parallelen Reihen einsetzt, nehmen die Brocken wieder zackig-längliche Umrisse an (Textfig. P9). Bei genauem Zusehen erscheint jeder Brocken (mit Ausnahme der im Kernäquator gelegenen) als die Fortsetzung einer „Spindelfaser“, also zwischen die Alveolenreihen eingezwängt (Textfig. P9, Q1—3). Die Loslösung von der Kernmembran ist nun überall durchgeführt, jetzt beginnen die Brocken an den Polen der Spindel unter ständiger Volumenverminderung gegen die Äquatorialebene vorzurücken (Textfig. P9, Q1—4). Im Äquator selbst bleiben sie bis auf die Volumenabnahme, die aber auch hier langsamer erfolgt, als im Bereich der übrigen Spindel (siehe hierzu oben: Die Spindelfaserung wird zuletzt im Äquator fertiggestellt) unverändert. Wenn die Chromosomen alle in der Äquatorialebene liegen und sich zur Spaltung anschicken, sind alle Nucleolarbrocken bis auf wenige Reste im Spindeläquator spurlos verschwunden (Textfig. Q4, 5, Fig. 13, 43).

Bevor die Chromosomen in der Anaphase sich voneinander völlig getrennt haben, treten zwischen ihnen — aber nicht in dem Zwischenraum zwischen den Tochterplatten — kleine Körnchen auf, die mit zunehmender Entfernung der Tochterplatten immer größer werden (Textfig. Q6—9). Schließlich sind die Chromosomen nur schwer von ihnen zu unterscheiden [1]) und entziehen sich im Anfang der Telo-

[1]) Die Chromosomen geben bei der Eisenhämatoxylinfärbung den Farbstoff immer früher ab als die Nucleolarbrocken, und man kann sie dann mit Säurefuchsin different färben.



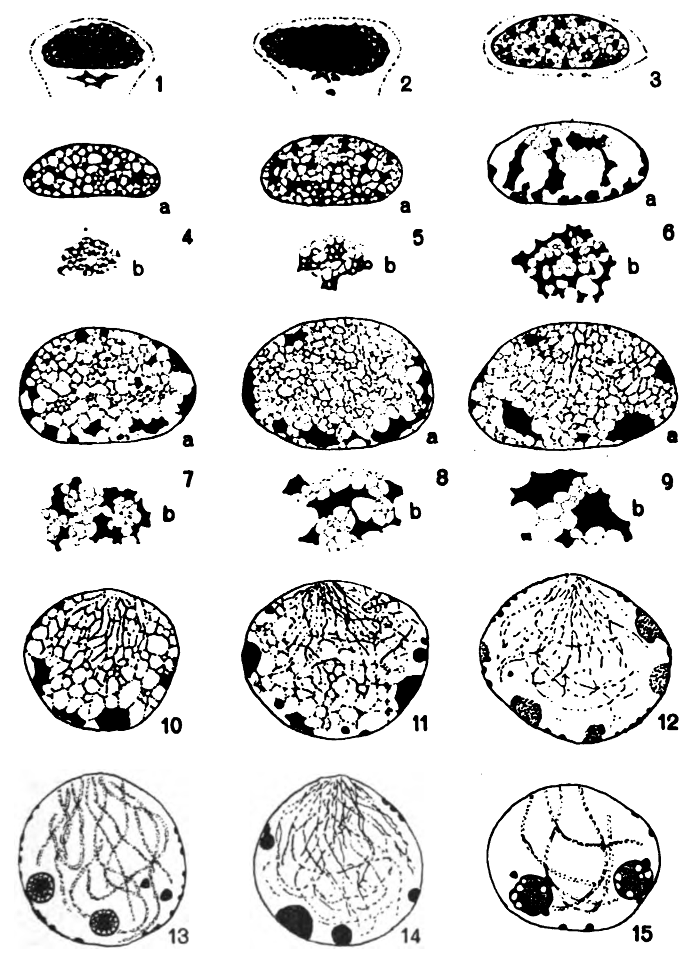
phase gänzlich der Beobachtung. Haben die Brocken eine gewisse Größe erreicht, so zeigen sie wieder gezackte Umrisse und beginnen untereinander zu verschmelzen (Textfig. Q 10—12). Dadurch ge-



Textfig. Q 1—12. Veränderungen der Nucleolarsubstanz in der progamen Mitose vom Beginn der Spindelbildung bis zur Telophase. a: Optischer Querschnitt. b: Oberflächenansicht. Flemming oder Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1700fach.

winnt die (sekundäre) Tochterplatte ein einheitliches Aussehen, sie zeigt an ihrer Peripherie anfangs noch dieselben zackigen Umrisse wie die Nucleolarbrocken, die sich später abrunden.

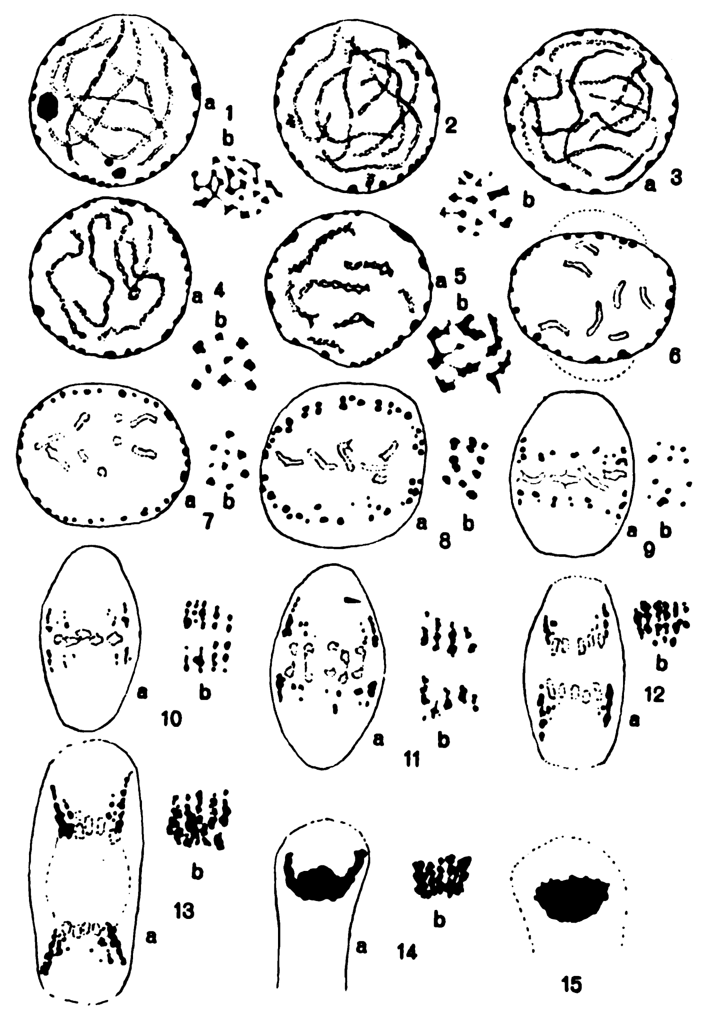
In welcher Weise bei der Rekonstruktion der Tochterkerne einer vegetativen Kernteilung die Nucleolarsubstanz zwischen den Kernalveolen nach der Peripherie wandert, sich allmählich an der Kernmembran ansammelt und wieder in kleine Körnchen zerfällt, wurde bereits beschrieben.



Textfig. R 1—15. Veränderungen der Nucleolarsubstanz von der Telophase der progamen Teilung bis zum Ende des Bukettstadiums. Bezeichnungen und Ausführung wie bei P und Q. Flemming oder Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1700 fach.

Die Rekonstruktion der Gametenkerne nimmt zunächst denselben Verlauf. In den Eckpunkten des sich zunächst ausbildenden Alveolenwerkes sammeln sich färbbare Massen an, die jedoch nicht

zerstreut werden, sondern sich im Gegenteil wieder durch Zusammenfluß (Textfig. R 4—9) auf 3—5 große und eine nicht recht feststellbare, aber auch nicht sehr große Anzahl kleinerer Brocken konzentrieren. Die überwiegende Mehrzahl dieser Brocken sammelt



Textfig. S 1—15. Veränderungen der Nucleolarsubstanz im Pachytän, Strepsinem und der 1. Reifungsteilung. Bezeichnung wie bei den vorhergehenden Figuren. Flemming oder Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1700 fach.

sich — inzwischen hat ja die Ausbildung und Parallelkonjugation der Chromosomen begonnen — an dem dem Archoplasma abgekehrten Kernpol an, und nur wenige liegen in der Nähe dieses Pols; die

Stelle jedoch, wo die freien Chromosomenenden konvergieren, bleibt stets frei. Hand in Hand mit der Ausbildung der Chromosomen aus dem Reticulum der Anfangsstadien geht eine Abrundung der Nucleolarbrocken, bis wir auf der Höhe des Bukettstadiums wenigstens die größten von ihnen als typische kugelförmige Nucleoli ansprechen müssen (Textfig. R 12—15, Fig. 52—57). Diese zeigen nun auch die gewöhnten Farbreaktionen, sie sind mehr oder weniger acidophil, wobei eine gewisse Affinität zu Alaunhämatein und Safranin bestehen bleibt. Bei genügender Differenzierung der Eisenhämatoxylinfärbung lassen sich jedoch die kleinen Kügelchen von den großen durch zäheres Festhalten der Farbe unterscheiden (Fig. 52, 53).

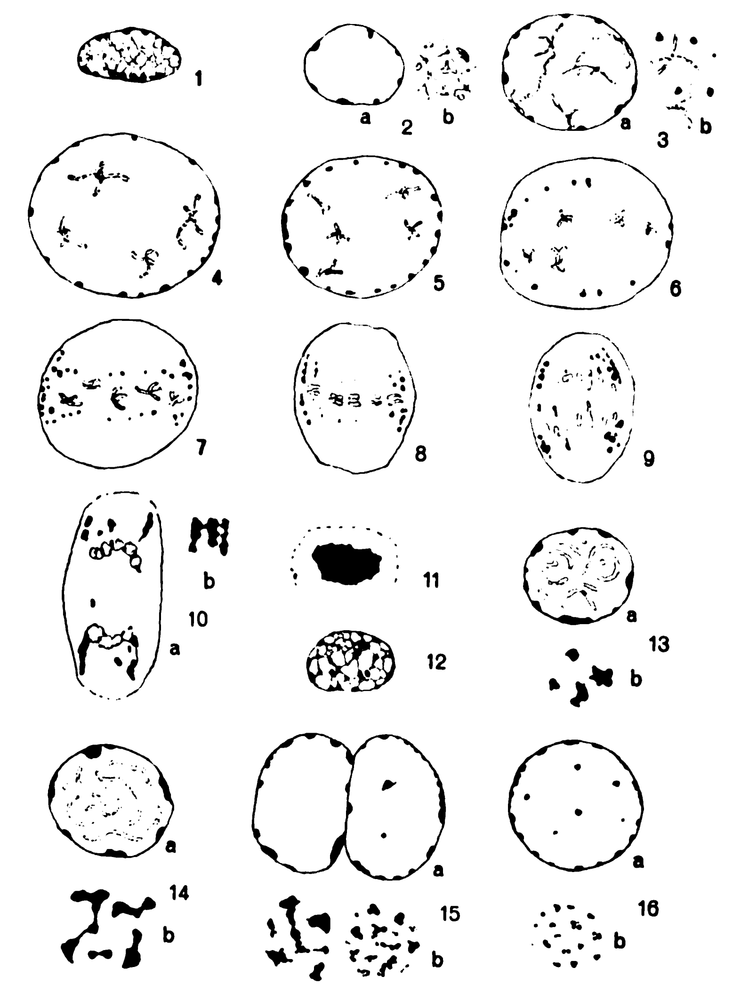
Ist die Conjugation der Chromosomen beendet und beginnt der Übergang zum Pachytän, so lösen sich die großen Nucleoli unter Vakuolenbildung spurlos auf (Textfig. R 15, S 1). Die Endstadien zeigen schwach färbbare Reste von unbestimmten Umrissen (Textfigur S 2), während die kleinen Körnchen jetzt mehr hervortreten und sich synchron mit der gleichmäßigen Verteilung der Chromosomen über die ganze Oberfläche des Kerns verteilen (Textfig. S 1—3). Alsbald strecken sie wieder gegenseitige Verbindungsbrücken aus und beginnen — während die Chromosomen sich im Strepsinemstadium verkürzen — zusammenzufließen. Und nun wiederholt sich das Spiel von vorhin: Zusammenfließen, Abrundung, Ablösung von der Kernmembran (Textfig. S 4—10), Einwärtswandern im Beginn der Spindelbildung, Auflösung. Nur im Äquator der Spindel verschwinden sie nicht völlig, sondern persistieren bis zur Anaphase, wo dann sofort ihre Volumzunahme beginnt (Textfig. S 9, 10). Ein weiterer Unterschied gegenüber der vegetativen und progamen Mitose macht sich weiterhin darin geltend, daß die Hauptmasse der Nucleolarbrocken (die Berechtigung dieser Bezeichnung ist wohl durch das Vorhergehende genügend dargetan), die auch viel mehr in die Länge gestreckt sind, sich an der Peripherie der Tochterplatten ansammelt und die Chromosomen erst im letzten Akt der Telophase maskiert (Textfig. S 13, 14, Fig. 78, 79); daher auch die eigenartige Schüsselform der sekundären Tochterplatten.

In den Anfangsstadien der Interkinese sind die Nucleolarbrocken von den jungen Chromosomenpaaren (Kreuzchen), die ebenfalls an der Kernmembran liegen, nur schwer zu unterscheiden; später sind sie wieder deutlich erkennbar, doch scheint ihre Zahl viel geringer als bei der ersten Reifungsteilung (die hierin wieder der progamen Mitose nachsteht) (Textfig. T 1—4).

In der zweiten Reifungsteilung spielen sich nun die von den

vorhergehenden Kernteilungen her bekannten Phänomene in genau derselben Weise ab wie bei der ersten (Textfig. T 4—11).

Bei der neuerlichen vorübergehenden Chromosomenausbildung



Textfig. T 1—16. Veränderungen der Nucleolarsubstanz während der Interkinese (1—6), 2. Reifungsteilung (7—11), Vorkernbildung (12—14) und Caryogamie (15, 16). Bezeichnung wie bei den vorhergehenden Figuren. Flemming oder Hermann, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1700 fach.

im Vorkern erfolgt wieder ein Zusammenfluß der Nucleolarbrocken, der mit der Ausbildung der definitiven Wabenstruktur im Kerninnern wieder rückgängig gemacht wird. Im Synkaryon liegen die

meisten Körnchen an der Kernmembran, einige wenige liegen im Knotenpunkt des Wabenwerks (Textfig. T 12—16).

Ein Vergleich des Synkaryons mit einem vegetativen Ruhekern läßt die Annahme berechtigt erscheinen, daß in den Vorbereitungsstadien der Befruchtung eine beträchtliche Verminderung der Nucleolarsubstanz erfolgt ist.

Die Anordnung der Nucleolarsubstanz im vegetativen Ruhekern ist einer der Hauptunterschiede zwischen *Actinosphaerium* und *Actinophrys*. Ersteres zeigt einen gelappten Chromatinkörper neben einem Plastinnucleolus, dieser löst sich bei der Teilung auf und wird bei der Rekonstruktion der Tochterkerne im Zentrum einer Rosettenstruktur neugebildet. Weniger groß sind die Unterschiede beider Heliozoen während der Befruchtung. Das Bukettstadium zeigt auch bei *Actinosphaerium* ebenfalls typische Plastinnucleolen, welche nach HERTWIG bläschenförmigen Bau haben, untereinander alle gleich sind und aus kleinen Bläschen in den Knotenpunkten des Chromatinnetzes entstehen. Die Nucleolen lösen sich dann in der Weise auf, daß sie zu langen Fäden auswachsen („Nucleolarfäden“), die sich an der Bildung der Chromosomen beteiligen sollen. Ich kann mich — soweit man das, ohne das Objekt aus eigener Anschauung zu kennen, nach den Tafeln HERTWIG's tun kann — dieser Interpretation nicht anschließen, ich möchte gerade in dem Auswachsen der „Nucleolarfäden“ dieselben Phänomene wiedererkennen, die bei *Actinophrys* die Wanderung der Nucleolarbrocken gegen die Äquatorialplatte zu begleiten. Bei *Actinophrys* jedenfalls ist mit Ausnahme der Telophasestadien eine strikte Trennung zwischen Chromosomen und „Nucleolarsubstanz“ einwandfrei festzustellen.

Ich hätte der Darstellung dieser Vorgänge nicht so breiten Raum gegönnt, wenn das Resultat dieser morphologischen Analyse des Formwechsels der Nucleolarsubstanz mit seiner Konstatierung erschöpft wäre. Das Interesse an den Nucleolen ist in den letzten Jahren so ziemlich gleich Null geworden und würde eine Wiederbelebung nur dann verdienen, wenn das Studium ihres Formwechsels Wege zu weiterer Erkenntnis weisen würde. Und das scheint mir hier der Fall zu sein. Die Nucleolarsubstanz könnte bei *Actinophrys* **als Indikator der physikalisch-chemischen Veränderungen des Kerninhaltes dienen.** Im folgenden soll ein Deutungsversuch kurz skizziert werden; vorher möchte ich aber noch einmal auf die Textfiguren B und C hinweisen, die zumindest

für die vegetative Mitose zeigen, daß die im Vorhergehenden geschilderten Verhältnisse der Nucleolarsubstanz größtenteils auch am lebenden Kern beobachtet werden können.

Die Auffassung der Nucleolarsubstanz als zähe Flüssigkeit dürfte auf keinerlei Schwierigkeiten stoßen. Sie wird durch die eigenartigen Zusammenflußfiguren gestützt. Ferner sprechen zahlreiche Beobachtungen dafür, daß der Ruhekern als Ganzes sich ebenfalls in ziemlich zähflüssigem Zustand befindet. Davon ausgehend kann man im Formwechsel der Nucleolarsubstanz zunächst eine Periode zunehmender Oberflächenspannung unterscheiden von Beginn der Prophase bis zur Ausbildung der Spindelstruktur, oder vorsichtiger ausgedrückt, ein allmähliches Sich-geltend-machen der Oberflächenspannung in dieser Periode. Dieses Freiwerden der Oberflächenkräfte an der Grenzfläche zweier Flüssigkeiten kann im allgemeinen entweder — bei unveränderter Viskosität beider Flüssigkeiten — durch Einwirkung bestimmter Substanzen oder durch Viskositätsabnahme der einen Flüssigkeit (in diesem Fall des Kerninhalts) erfolgen. Fassen wir die Chromosomenbildung als fortschreitende Ausfällung von Gelfäden aus dem auf einem mittleren Viskositätswert stehenden, aber doch schon ziemlich zähen Kerninhalt auf, so können wir uns für die zweite Annahme entschließen: daß also die durch diese Entmischung erfolgte Viskositätsverminderung des die Chromosomen umgebenden Kernsaftes die Oberflächenspannung der Nucleolarbrocken frei macht; für diese Deutung spricht auch die dem Ruhekern gegenüber bedeutend erhöhte Schrumpfbarkeit der Prophasestadien. In diesem Zusammenhang erscheint es nun bedeutungsvoll, daß jede Ausbildung von Chromosomen, auch wenn sie nicht unmittelbar zur Teilung führt, von einer solchen Aktivierung der Oberflächenspannung der Nucleolen begleitet wird; den extremsten Fall stellt ihre Abkugelung im Bukettstadium dar, ein weiterer findet sich bei der vorübergehenden Ausbildung von Chromosomen im Vorkern, die von denselben Veränderungen der Nucleolarsubstanz begleitet wird, wie sie in dem Spiremstadium der Kernteilungen auftreten.

Mit der Ausbildung der Spindelstruktur setzt eine neue Phase im Formwechsel ein, das Einwärtswandern und Verschwinden der Nucleolarbrocken. Wir haben oben gesehen, daß es auch parallel geht mit der zunehmenden Einordnung der Chromosomen in eine Ebene, die genau gleichweit von beiden Spindelpolen entfernt ist. Diese Einordnung läßt sich vielleicht, wie ich schon bei der Schilderung der Kernteilung von Thecamöben vermutet habe, am besten

durch eine von beiden Polen ausgehende Druckwirkung erklären. Die Untersuchungen von CHAMBERS, HEILBRUNN und anderen, die einen Wechsel von Sol- und Gelbildung im Plasma während der Teilung nachwiesen, sowie gelegentliche Befunde, die eine relative Formbeständigkeit und Starrheit der Spindel dem Cytoplasma gegenüber erkennen lassen, gestatten es vielleicht, die Ausbildung der Spindelfasern als eine von den Spindelpolen ausgehende gegen den Äquator zu fortschreitende Gelatinierung des Alveolen*inhalts* zu deuten. Dafür würde auch der rasche Verlauf der Spindelbildung sprechen; die wenigen bisher bekannten Gelbildungen im Plasma verlaufen ziemlich rasch. Diese hätte nun die Anordnung der Chromosomen, das Wandern der Nucleolarbrocken gegen die Äquatorialebene und ihr Verschwinden zur Folge. Der zuerst angeführte Vorgang erscheint ohne weiteres verständlich; die Binnenwanderung der Nucleolarbrocken würde demselben Prinzip folgen, nach dem nach RHUMBLER die Abwanderung von Plasmaeinschlüssen aus Verdichtungszentren vor sich geht, also auch eine modifizierte Druckwirkung; und das „Verschwinden" der Nucleolarbrocken ist derselben Erklärung zugänglich, d. h. sie verschwinden nicht, sondern sie verlieren sich zwischen den Gelsäulen der Spindel. Für diese Interpretation würde auch die Erscheinung sprechen, daß in der Anaphase (wo nach der weiter unten gegebenen Annahme Teile der Spindel verflüssigt werden) die Nucleolarbrocken wieder zusammenfließen: durch die Verflüssigung der Gelmassen der Spindel wird die Oberflächenspannung der Nucleolarbrocken wieder frei.

Man kann vielleicht noch in den Kreis dieser Betrachtung die DOFLEIN'sche Schilderung der Streckung und Verquellung des Caryosoms (welches auch als Nucleolus aufzufassen ist) bei der Spindelbildung von *Polytomella* einbeziehen. DOFLEIN vermutet, daß das Caryosom durch Verquellung die Spindelfasern selbst liefert. Ich habe schon wiederholt darauf hingewiesen, daß die Anwesenheit des Caryosoms für eine Spindelbildung nicht nötig ist. Trotzdem kann man die DOFLEIN'sche Formulierung akzeptieren, wenn man das Wort „passiv" vor „liefert" setzt: das Caryosom liefert allerdings die Spindelfasern, d. h. also die Trennungsflächen resp. Kanten der Gelsäulen, die die eigentliche Spindel bilden, indem es sich verflüssigt und sich dazwischen verliert.

Den Mechanismus der Anaphase hat man schon vielfach als Druckwirkung aufzufassen versucht, und auch bei *Actinophrys* macht sich eine solche Druckwirkung durch die Streckung der Gameten (siehe Seite 18 unten) bemerkbar; KOLTZOFF hat nachgewiesen, daß

jede Abweichung der Zellgestalt von der Kugel(= Tropfen)form durch formgebende Strukturen oder durch lokale Oberflächenspannungsdifferenzen bestimmt ist; wenn wir nun sehen, daß der anfangs nahezu kugelförmige Gamet sich vom Moment der Anaphase an allmählich in die Länge streckt und wie die plötzliche Rückkehr zur Kugelgestalt genau mit der Auflösung der Kernmembran und damit des Spindelzwischenstücks zusammenfällt, so kann man für die Streckung die Stemmwirkung der Spindel und für die plötzliche Abrundung die nach dem Wegfall der Druckwirkung wieder zur Geltung kommende Oberflächenspannung verantwortlich machen. Eine Erklärung dieser Formveränderungen durch lokale Erhöhung resp. Erniedrigung der Oberflächenspannung erscheint nach diesen Beobachtungen überflüssig und durch nichts begründet.

Bei Thecamöben konnte ich nun das Auftreten von Vakuolen zwischen den Tochterplatten feststellen, die zusammenfließen und den Kern in ihrem Bereich nach außen aufblähen. Durch Wasseraufnahme dieser Vakuolen können nun die Tochterplatten, wenn wir die Polteile der Spindel als resistente Gelmassen betrachten, auseinandergedrängt werden. Für diese Annahme spricht auch die auf S. 41 erwähnte Schrumpfbarkeit des Spindelzwischenstückes. Weiter wird auch das Auftreten gewundener Spindelfasern zwischen den Tochterplatten verständlich, da durch die Verflüssigung der sie trennenden Gelsäulen ein streng paralleler Verlauf unmöglich wird. In der letzten Phase schließlich greift die Verflüssigung immer weiter auch auf die Polteile der Spindel über, hat die Auflösung der Kernmembran und den Zusammenschluß der viskösen Elemente der Tochterplatten zur Folge.

Die Rekonstruktion der Tochterkerne wäre schließlich als durch zunehmende Verquellung der Chromosomen bewirkt anzusehen; diese, die also die Viskosität des gesamten Kerninhaltes erhöht, führt dann auch schließlich zur Verteilung und Verdrängung der Nucleolarsubstanz an die Peripherie.

Ich wiederhole, daß es sich hier immer nur um einen Versuch handelt, die Phänomene der Caryokinese mechanisch zu deuten, der ohne Experimente nicht mehr als heuristischen Wert haben kann.

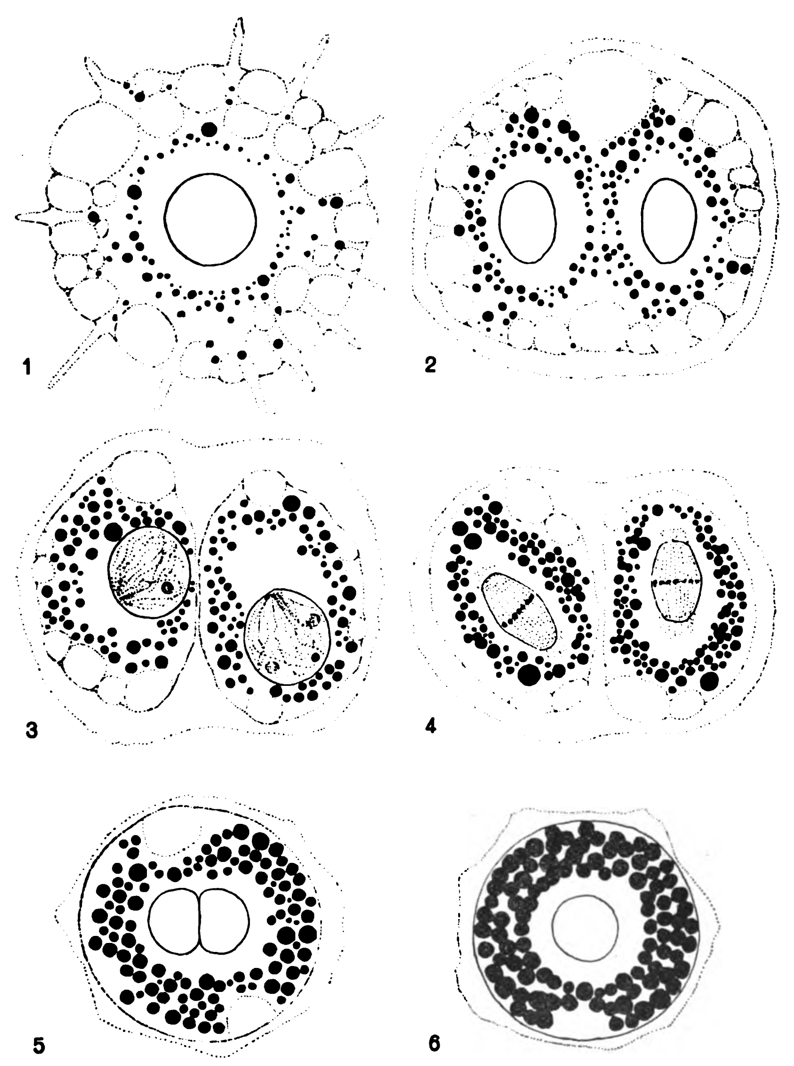
e. Das Cytoplasma.

(Fett, Ectoplasma, pulsierende Vakuolen, Gallerte, Plasmogamie.)

Da ein Teil der cytoplasmatischen Strukturveränderungen, nämlich das Archoplasma und seine Derivate bereits sub B beschrieben

wurden und die Pseudopodienbildung des männlichen Gameten erst im folgenden Abschnitt behandelt werden soll, so bleibt nur wenig zu schildern übrig.

Schon in den vegetativen Individuen findet man Fetttropfen in



Textfig. U 1—6. Zunahme des Reservefetts während der Pädogamie. Nach ungefärbten Paraffinschnitten gezeichnet. Flemming, 5 μ, vor der Xylolbehandlung in Zedernöl eingeschlossen. 1: kurz vor, 2: kurz nach der progamen Teilung. 3 Bukettstadium. 4: Erste Reifungsteilung. 5: Junge Zygote. 6: Fertige Cyste. Vergr. ca. 980 fach.

geringer Zahl, in den äußeren Schichten des Ento- und im ganzen Ectoplasma verstreut (Fig. 3, 6). Diese Fetttropfen nehmen im Augenblick, wo die Tiere ihre Pseudopodien einzuziehen beginnen und das Spirem der progamen Mitose gebildet wird, an Zahl zu, wobei sie allmählich das gesamte Entoplasma bis auf eine schmale Zone um die Kerne, die nur zum Teil dem archoplasmatischen Anteil der lokomotorischen Komponente entspricht, erfüllen. Sie sind es, die dem Entoplasma der lebenden Gameten einen immer dunkleren Ton verleihen (Fig. 23, 24). Dieses Dunklerwerden ist nicht nur eine Folge der Zunahme der Fetttropfen, sondern auch der Ectoplasmakontraktion, die diese immer näher zusammendrängt. Textfig. U zeigt diese Vermehrung des Fettes nach ungefärbten Schnitten. Am dichtesten wird die Anordnung der Tropfen in der Zygote, da hier noch die Kontraktion bei der Membranbildung hinzukommt. Nach dieser letzten Veränderung scheint die Neubildung von Fett zu unterbleiben, da in der fertigen Cyste alle Fetttropfen gleich groß sind.

Die chemische Natur dieser Substanz habe ich nicht untersucht und nur die Schwärzung bei Behandlung mit Osmiumsäure und ihre Löslichkeit in Xylol festgestellt. Es handelt sich somit um einen fettähnlichen Körper; da während des Ausschlüpfens der jungen Tiere aus den Cysten dieses Fett verbraucht wird, so ist es wohl als Reservesubstanz zu betrachten.

Woraus und wie entsteht dieses Fett? Da schon vor Beginn der progamen Teilung keine Nahrung mehr aufgenommen wird, so wird es wohl aus dem Cytoplasma aufgebaut. Morphologisch kann man diese Genese wenigstens zum Teil verfolgen. Schon im vegetativen Tier erwähnte ich kleine runde oder längliche Körnchen, die eine mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Rinde unterscheiden lassen; sie bleiben auch bei Fixierung mit Sublimat oder Pikrinsäure erhalten (Fig. 11, 15, 57, 67, 75). Da nun diese Körper erstens in den Befruchtungsstadien ebenfalls eine starke Vermehrung erfahren und mit den Fetttropfen durch alle Übergänge dergestalt verbunden sind, daß die kleinsten bereits deutlich braunen Fetttropfen noch eine siderophile Rinde besitzen (Fig. 53, 69, 83 u. a. m.), so glaube ich, daß das Fett in diesen Körnern, die mit den „Dotterplättchen“ von *Actinosphaerium* (bei dem aber kein Fett nachgewiesen ist) große Ähnlichkeit haben, gebildet wird. Daher auch die Bezeichnung Lipoplasten. Als jüngste Stadien dieser Lipoplasten könnten evtl. die siderophilen Stäbchen im Entoplasma, von denen wieder alle Übergänge zu unbestimmbaren Plasmagranulis führen,

angesehen werden. Diese Lipoplasten scheinen im Überfluß produziert zu werden, so daß sie auch nach Sistierung der Fettproduktion in der Cyste zwischen die Fetttropfen eingestreut sind (Fig. 103, 105).

Als zweite cytoplasmatische Veränderung ist eine zunehmende Verkleinerung des Ectoplasmas zu erwähnen, die nach der Trennung der Gameten — wenn also ihre Kerne das Bukettstadium durchlaufen — beginnt und ungefähr im Stadium des Überganges von der Interkinese zur zweiten Reifungsteilung ein vorläufiges Ende nimmt; erst nach der Kernverschmelzung setzt mit der Membranbildung eine neuerliche Reduktion des Ectoplasmas ein, die es scheinbar völlig zum Verschwinden bringt (Textfig. V). Strukturell läßt sich hierbei nur eine Größen- und Zahlenabnahme der großen Vakuolen feststellen, sonst bleibt alles unverändert. Jedenfalls ist aber auch die Abscheidung der Gallerthülle und später der Membranen für die Ectoplasmareduktion verantwortlich zu machen.

Bevor ich auf diese Phänomene eingehe, will ich noch auf die auffällig lang anhaltende Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen hinweisen, die erst nach völliger Verschmelzung der Gameten ein Ende nimmt (Textfig. Y). Das Intervall zwischen je zwei Kontraktionen ist gegenüber dem vegetativen Leben keineswegs herabgesetzt; es ist wie immer schwankend. Doch scheint jeder Gamet nur eine kontraktile Vakuole zu besitzen.

Über die Ausbildung der konzentrisch geschichteten Gallerthülle ist wenig zu sagen, sie nimmt nach vollendetem Einziehen der Pseudopodien ihren Anfang und hört bei Beginn der Membranbildung auf. Der äußere Umfang der Gallerte, der durch anhaftende Schmutzpartikel kenntlich gemacht wird, gibt immer ungefähr die ursprünglichen Dimensionen der Gamonten wieder; die Hülle wächst also wohl hauptsächlich durch Apposition von innen her. Durch die Fixierung schrumpft sie stark zusammen (Taf. 11). An dieser Stelle will ich noch, obwohl es aus meinen Figuren mit hinlänglicher Deutlichkeit hervorgeht, ausdrücklich hervorheben, daß außer der vom Gamonten gelieferten Gallerthülle keine gesonderten Hüllen der Gameten gebildet werden. Die Gameten sind innerhalb der gemeinsamen Gallerte als „nackt“ zu bezeichnen.

Die durch längere Beschäftigung mit dem lebenden Objekt (unter stetigem Vergleich mit fixierten Stadien) erworbene Übung im Abschätzen der feineren Unterschiede des Cytoplasmas verschieden alter Befruchtungsstadien im Leben ermöglicht es nun, bei jedem Gametenpaar schon mit Lupenvergrößerung das Stadium, auf dem es sich befindet, annähernd bestimmen zu können. Die

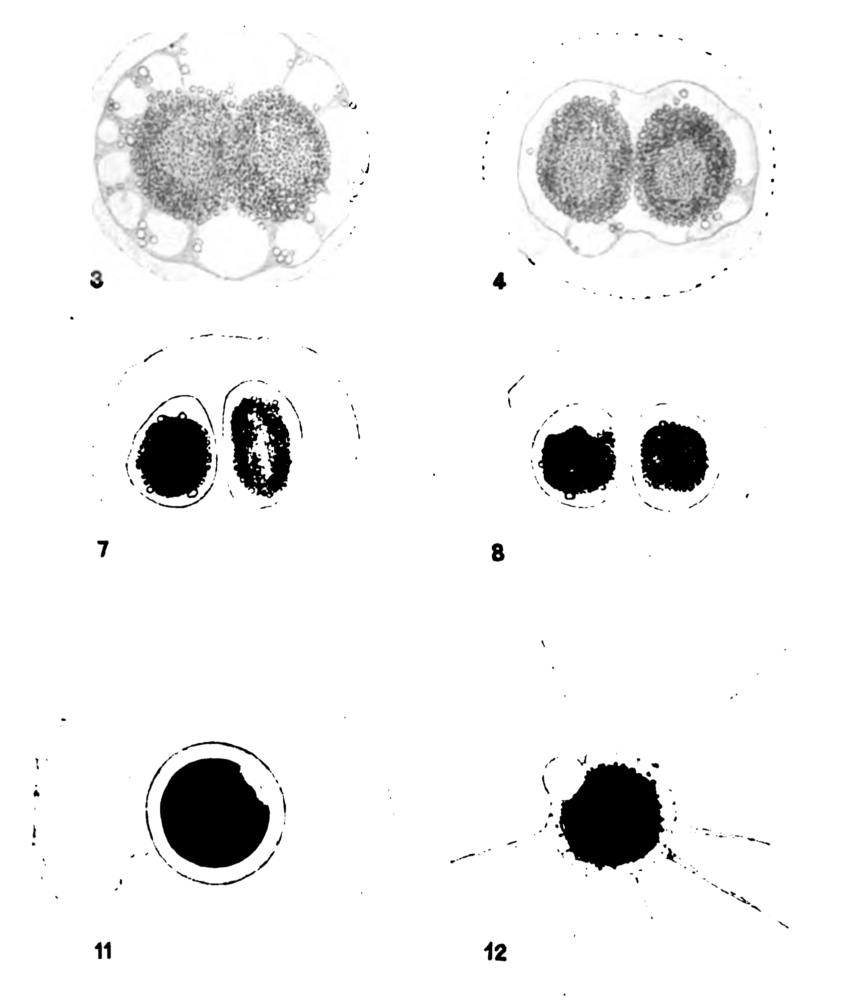
sechs großen Abschnitte des Befruchtungsvorgangs: 1. progame Teilung, 2. Bukettstadium, 3. Strepsinemstadium — Diakinese, 4. Reduktionsteilung — Interkinese, 5. Äquationsteilung — Verschmelzung, 6. Gametenverschmelzung — Caryogamie, lassen sich jeweils sofort feststellen; in jedem Einzelfalle genügt dann eine ca. 3 Stunden



Textfig. V (in zwei Hälften; die Anordnung der Teilfiguren ist durchlaufend von links nach rechts; s. daher die nächste Seite) 1—12. Zwölf aufeinanderfolgende Stadien der Pädogamie im Leben gezeichnet (verschiedene Individuen). 1—4: Progame Teilung. 5, 6: Bukettstadium. 7: 2. Reifungsteilung. 8 vor, 9 zu Beginn der Copulation. 10: Junge Zygote. 11: Fertige Cyste. 12: Frisch geschlüpftes Individuum. Vergr. ca. 480fach.

andauernde, alle 5 Minuten erfolgende Beobachtung, um dann die einzelnen Stadien genau präzisieren zu können.

Damit ist nun die Möglichkeit gegeben, die Gamonten resp. Gameten in jedem beliebigen Stadium irgendwie experimentell zu beeinflussen, eine Möglichkeit, die wohl noch bei keinem anderen



Organismus in dieser Breite realisiert ist und auch hier noch durch die enorme Empfindlichkeit des Objekts gering ist. Jedoch hoffe ich, Methoden ausarbeiten zu können, die diese Möglichkeit voll auszunutzen gestatten.

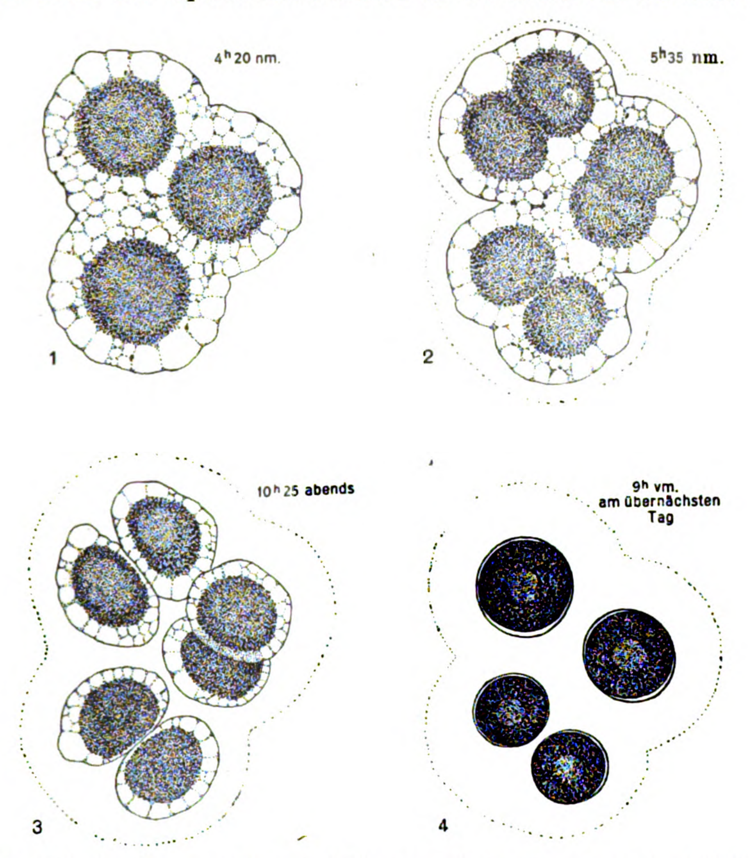
Schließlich sei noch eines Begleitphänomens der Befruchtung, der Plasmogamie, Erwähnung getan, da ihr Zustandekommen wohl in einer besonderen Reaktionsweise des Ectoplasmas vor der Befruchtung begründet ist. Außerdem ist ein wenn auch nur flüchtiges Vertrautsein mit diesem Vorgang für das Verständnis einiger im nächsten Abschnitt mitgeteilten Beobachtungen nötig.

Schon mit bloßem Auge kann man eine Kultur, in der die Befruchtung eingesetzt hat, von einer, in der dies nicht der Fall ist, unterscheiden: in dieser ist der Boden des Gefäßes je nach der Individuenzahl spärlich oder dicht mit weißen Pünktchen (die einzelnen *Actinophrys*-Individuen) besät, in jener sind an deren Stelle ebensolche größere Klümpchen getreten. Die Untersuchung unter der Lupe zeigt nun, daß die jüngsten Befruchtungsstadien (Fig. 23) die Neigung zeigen, sich zu großen oder kleinen Häufchen zusammenzuballen, allerdings nie in ihrer Gesamtheit, ein größerer oder geringerer Prozentsatz von Individuen bleibt stets isoliert. Diese Unterscheidung ist allerdings nur bei großer Individuenzahl möglich, ist diese gering, so kommt die Klümpchenbildung in nur unbedeutendem Grade zustande.

Dieses Phänomen, welches geradezu als Indikator des guten Gedeihens einer Kultur angesehen werden kann, erinnert stark an die Agglomeration. Vielleicht steht es mit der Ausbildung der stark klebrigen Gallerthüllen in ursächlichem Zusammenhang.

Diese Agglomeration, die bereits oft einen sehr innigen Kontakt der Gamonten zur Folge hat (Fig. 23 Mittelgruppe) leitet nun über zu einer noch innigeren Assoziation derselben, zur Plasmogamie. 2—4 Gamonten verschmelzen, während sie ihre Pseudopodien einziehen, mit ihren Ectoplasmen (Fig. 23 links unten, Fig. 24 Mitte, Textfig. W 1). Die Entoplasmazonen jedes der an einer Plasmogamie beteiligten Gamonten bleiben jedoch meist gesondert. Kommen sie gelegentlich in Kontakt (Textfig. X), so wird dadurch der unten geschilderte Ablauf der Entwicklung nicht gestört. Naturgemäß wird nun auch eine gemeinsame Gallerthülle ausgeschieden, an deren Umrissen man noch nach Ablauf des Befruchtungsvorganges erkennen kann, daß die betreffende Cystengruppe aus einer Plasmogamie hervorgegangen ist (Textfig. W 4). Im übrigen jedoch wahrt jeder Partner einer solchen Plasmogamie volle Unabhängigkeit hinsichtlich des Verlaufs der Befruchtungsvorgänge. Die progame Teilung kann zu verschiedener Zeit beginnen (meist laufen die einzelnen Prozesse gleichzeitig ab, was verständlich erscheint, wenn man annimmt, daß die Auslösung des ganzen Befruchtungsvorganges

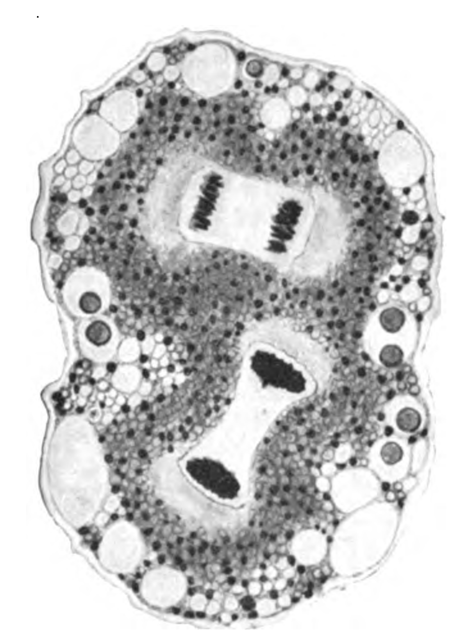
durch die Beschaffenheit des umgebenden Mediums erfolgt; da die plasmogamen Tiere infolge ihrer Nachbarschaft dem Reiz in gleicher Weise ausgesetzt sind, so werden sie auch gleichmäßig darauf reagieren) und die Teilungsebenen könne beliebig orientiert sein. Mit Beginn der Plasmateilung, die die Gameten trennt, erfolgt schließlich stets eine völlige Trennung der Gametenpaare (Textfig. W 2, 3), indem nicht nur äquatoriale Furchen in die Gamonten einschneiden,



Textfig. W 1—4. Gametenbildung bei Plasmogamie der Gamonten. (Auf Teilfig. 4 links unten eine Parthenogenese.) Ein und dieselbe Gruppe im Leben verfolgt. „Microaquarium“ (s. Seite 65 Anm.). Vergr. ca. 320 fach.

sondern auch solche, die die Gameten allseitig voneinander trennen. Von da ab kann man in den meisten Fällen keinerlei Beeinflussung der Gametenpaare untereinander feststellen. Ausnahmen bilden die im folgenden Abschnitt behandelten Fremd- oder Kreuzbefruchtungen.

Von dieser Plasmogamie, die nach ihrem regelmäßigen Auftreten beinahe als normale Formwechselphase betrachtet werden könnte, ist eine andere Form der Plasmogamie streng zu unterscheiden. Bei der vegetativen Mitose wurde schon erwähnt, daß das letzte Stadium der Plasmateilung, die Durchschnürung des Ectoplasmas unterbleiben kann, daß dieser Zustand längere Zeit andauern und auch über die nächste und übernächste Teilung hinaus anhalten kann. Beträgt die Zahl dieser Teilungen mehr als drei, so ist das meist schon ein Anzeichen irgendwelcher Schädigungen der betreffenden Individuen, die durch irgendeine Änderung der äußeren Bedingungen verursacht wird: In einer Kultur, wo nämlich dieses Phänomen auftritt, ist es bei der überwiegenden Mehrzahl aller Tiere zu beobachten. Wird diese Schädigung nicht behoben, so erfolgen eventuell noch 1—3 weitere Teilungsschritte, so daß große Kolonien entstehen, deren Einzeltiere durch ± breite Ectoplasmabrücken verbunden sind. Diese Ectoplasmabrücken werden nun weiterhin reduziert, die Kolonie nimmt die Gestalt eines Sphäroids an, welches oberflächlich noch durch Kerben seine Zusammensetzung verrät, schließlich schwinden auch diese Kerben und in der nunmehr völlig kugeligen Kolonie sind die polyedrischen Entoplasmazonen eng aneinander gepreßt. Gleichzeitig trübt sich das Plasma, die Nahrungsaufnahme wird sistiert (früher als die Absonderung der die Flagellaten lähmenden Substanzen) und die Pseudopodien werden eingezogen; schließlich stirbt die Kolonie ab. Ebensolchen Verlauf kann aber auch eine Plasmogamie einschlagen, die durch Zusammentreten mehrerer Einzelindividuen vor der Befruchtung zustande kommt, sobald die Befruchtung aus irgendeinem Grunde nicht erfolgt.



Textfig. X. Synchron verlaufende progame Teilungen in zwei plasmogamen Gamonten. Flemming, 5 μ, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1300 fach.

Eine ausführlichere Schilderung dieser interessanten Vorgänge behalte ich mir vor; da sie nur in Verbindung mit einer Analyse der sie verursachenden Faktoren Berechtigung hat, kann sie in diesem deskriptiven Teil meiner Untersuchungen keinen Raum beanspruchen.

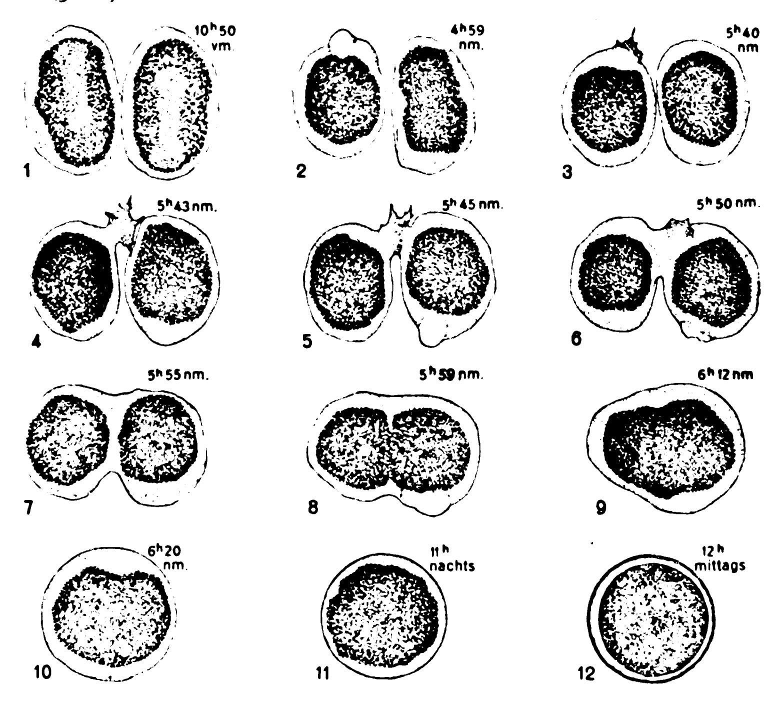
Eine dritte Form der Plasmogamie ist schließlich die Bildung von „Freßgemeinschaften" (2 Paare auf Fig. 22), die schon in der älteren Literatur eingehende Behandlung gefunden haben und daher hier nur kurz erwähnt seien. Sie kommen auf die Weise zustande, daß etwa ein Tier einen großen beweglichen Beuteorganismus (große *Gonium*-Kolonien oder irgendwelche große Ciliaten) fängt und nun von diesem, bevor er noch gelähmt ist, fortgeschleppt wird, bis das betreffende Beutetier mit einer anderen *Actinophrys* kollidiert, die ebenfalls haften bleibt. Vermag die Beute auch diese beiden Heliozoen noch fortzuschleppen, so wiederholt sich das Spiel mit einer dritten *Actinophrys* usw., ist seine Energie erlahmt, so wird die Beute durch Bildung einer allen Partnern gemeinsamen Nahrungsvakuole gemeinsam aufgefressen und dann die Verbindung der einzelnen Partner einer solchen Freßgemeinschaft gelöst.

5. Die sexuelle Differenzierung (Anisogametie).

Überall dort, wo bisher von der Verschmelzung der beiden Gameten die Rede war, ist dieses Vorganges nur mit dieser Bezeichnung gedacht worden. Und tatsächlich kann man bei Lupenvergrößerung wenig mehr über die Copulation aussagen. Beobachtet man jedoch ein Gametenpaar von der zweiten Reifungsteilung an bei starker Vergrößerung [1]) (ZEISS DD oder Immersion), so kann man

[1]) Da ein Losreißen der Gametenpaare von der Unterlage und Beobachten zwischen Deckglas und Objektträger nach spätestens einer Stunde eine Sistierung aller weiteren Befruchtungsvorgänge zur Folge hat, muß man auf folgende Weise verfahren. Ein dünnes Deckglas (18×18) wird peinlichst in verdünnter Salzsäure (kochend) und destilliertem Wasser gereinigt und in eine Kulturschale hineingelegt. Dann füllt man diese mit Knoplösung, setzt einige (10—30) *Actinophrys*-Individuen hinein und füttert. Nach der Frist, die bis zum Beginn der Befruchtung verstreichen muß und innerhalb welcher man die Kultur möglichst wenig behelligen soll, sieht man nach, ob die Befruchtung bei den an der Oberseite des Deckglases festgesetzten Tieren begonnen hat. (Die Deckgläser werden aus diesem Grund vor Anlage der Kultur in die Schale gelegt, und dann auch noch deshalb, damit sich die Heliozoen an die vom Deckglas ausgeschiedenen Stoffe gewöhnen können.) Ist dies der Fall, so bereitet man sich einen Objektträger mit tiefem Ausschliff vor, indem man diesen mit Nährlösung aus der Kulturschale füllt. Dann nimmt man das Deckglas in möglichst horizontaler Lage heraus, legt es rasch mit der Ober-

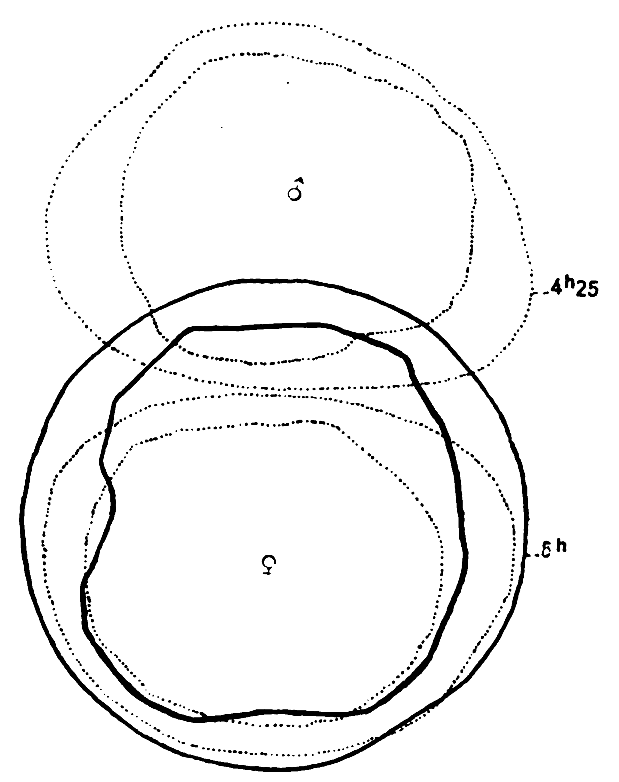
weitere Details feststellen. Die Vorgänge spielen sich wie folgt ab (Textfig. Y).



Textfig. Y 1—12. Zwölf aufeinanderfolgende Stadien der Copulation eines Gametenpaares vom Ende der ersten Reifungsteilung (1) an bis zur fertigen Cyste im Leben beobachtet. 2: Telophase der zweiten Reifungsteilung im ♀ Gameten. Auf Teilfig. 2, 5, 6 und 8 sind die pulsierenden Vakuolen sichtbar. „Microaquarium". Vergr. ca. 425 fach.

seite nach unten auf den Ausschliff (Luftblasenbildung vermeiden!), saugt die überschüssige Flüssigkeit ab, trocknet die nunmehrige Oberseite des Deckglases mit Filtrierpapier und schließt mit Wachs ab. Das Präparat als hängenden Tropfen zu montieren ist unmöglich. Bei der Beobachtung ist die künstliche Beleuchtung nach Möglichkeit zu vermeiden resp. einzuschränken. — Bei diesem Vorgehen kann man es gelegentlich erreichen, daß sich die Gameten ungestört bis zur Zygote weiter entwickeln; jedoch muß man schon bis zu Beginn der Befruchtung mit ca. 40 Proz. und nach Anfertigung der Präparate (wenn man Cystenbildung erhalten will) mit 90 Proz. Fehlschlägen rechnen. Will man in letzterem Punkte ganz sicher gehen, so kann man unter der Lupe Gamonten resp. Gametenpaare, auf deren Beobachtung man erst in späten Stadien (also erst nach 10—12 Stunden) Wert legt, auf einer kleinen Übersichtsskizze des Deckglases notieren (eventuell die Mehrzahl der anderen Tiere mit einer Pipette wegfischen); man findet sie dann nach Anfertigung des Präparates unschwer wieder. Diese Präparate sind der Kürze halber auf den Figurenerklärungen als „Microaquarium" (womit also nicht die von Schaudinn beschriebene Vorrichtung gleichen Namens gemeint ist) bezeichnet.

Ungefähr 40 bis 50 Minuten nach Beendigung der zweiten Reifungsteilung bildet der eine Gamet an irgendeiner, meist dem anderen Gameten zugekehrten Stelle ein ectoplasmatisches Pseudopodium, welches im Laufe von 1—2 Minuten beträchtliche Größe erreicht (Textfig. Y 3, 4). Es ist homogen-hyalin und besteht aus einem oft knopfartig abgesetzten Basalteil und 5—12 spitzen, dünnen und gelegentlich dichotomen Filopodien. Die Metabolie dieser Filo-



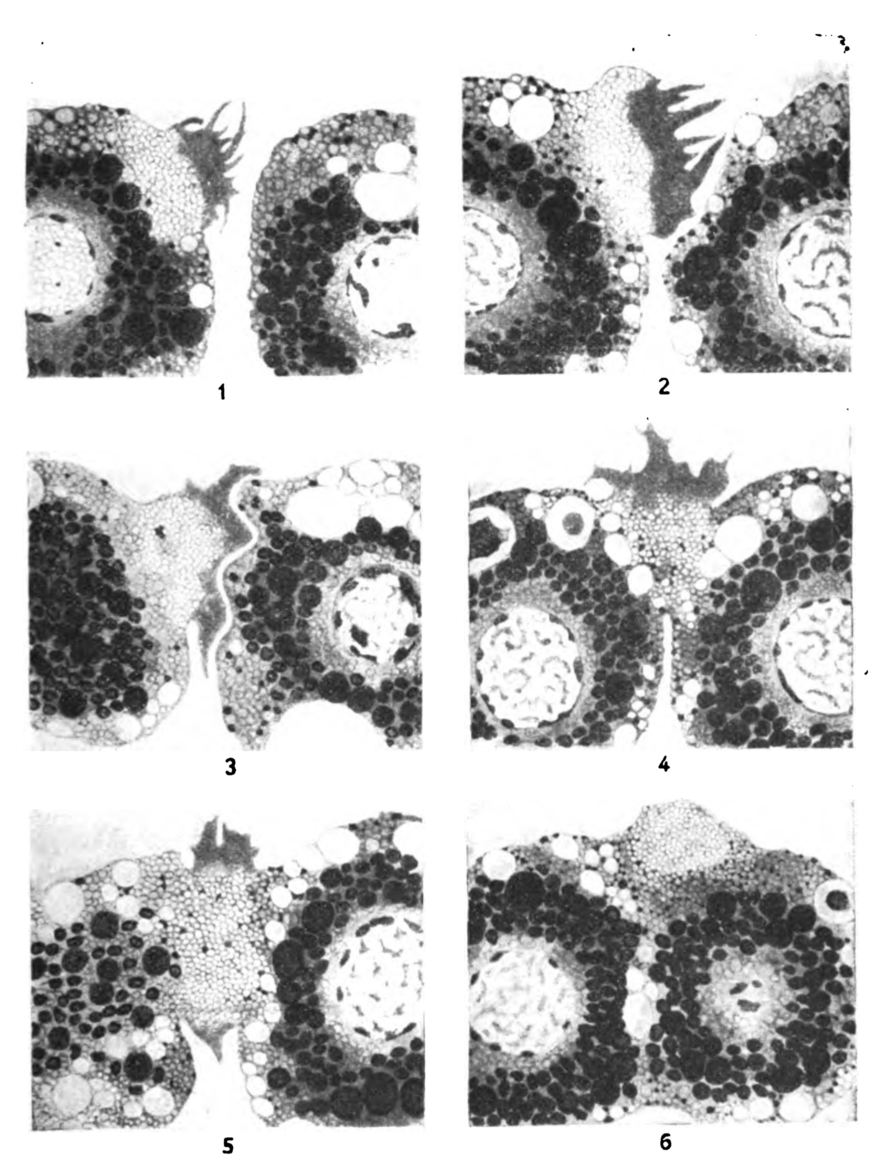
Textfig. Z. Ecto- und Entoplasmaumrisse eines Gametenpaares kurz vor (punktiert) und nach (ausgezogen) der Verschmelzung genau übereinandergezeichnet. Microaquarium. Vergr. 1900fach.

podien ist keine allzu große. Hauptsächlich ist es der Basalteil, der ihre Spitzen der Oberfläche des anderen Gameten durch stetes Wachstum näher bringt. Ist nun dieses Pseudopodium mit dem anderen Gameten, der sich bisher wie auch in der Folge vollkommen passiv verhält, in Berührung gekommen, so erfolgt zunächst eine Reaktion des passiven Gameten, indem sein Ectoplasma im Bereich der Berührungsstelle eine seichte Grube bildet (Textfig. Y 4, A' 2, 3).

Unmittelbar darauf verschmilzt das Pseudopodium des aktiven mit dem Ectoplasma des passiven Gameten im Bereich dieser Grube. Darauf dehnt sich die Verschmelzungsstelle über die einander zugekehrten Seiten der beiden Gameten aus; in dem Maß als dieser Vorgang fortschreitet, schwinden die Filopodien (Textfig. Y5) und schließlich auch der Basalteil des Pseudopodiums, welches also hierbei gleichsam verbraucht wird. Das Gametenpaar bildet nunmehr einen ± hantelförmigen Körper. Jetzt sieht man das Entoplasma des aktiven Gameten sich dem des passiven immer mehr nähern, bis beide dicht aneinander liegen und sich an den Berührungsflächen abplatten; schließlich verschmelzen sie zu einem anfangs zweilappigen, später länglichen Gebilde. Hierbei folgt die Ectoplasmaschicht des aktiven Gameten anfänglich dem Entoplasma nach Maßgabe seines Vorrückens. Schließlich gewinnt aber letzteres den Vorsprung und das zurückbleibende Ectoplasma kennzeichnet noch längere Zeit als beulenartiger Vorsprung an der sich abrundenden Zygote die Richtung, aus der der aktive Gamet gekommen war (Textfig. Y9, E'5). Die Zygote nimmt schließlich Kugelgestalt an, ihr Entoplasma rundet sich ebenfalls völlig ab und nach 5—6 Stunden beginnt die Membranbildung, die allen Veränderungen ein Ende bereitet. Daß wirklich der aktive Gamet seine Aktivität auch nach der Pseudopodienbildung betätigt und ein Hinüberfließen in den passiven nicht nur durch den Ektoplasmazipfel vorgetäuscht wird, kann nachgewiesen werden, wenn man die Umrisse eines Gametenpaares vor, während und nach der Verschmelzung mit dem Zeichenapparat auf ein und dasselbe Blatt Papier zeichnet [1]) (Textfig. Z). Man findet dann, daß der aktive Gamet tatsächlich wie bei *Spirogyra* in den passiven hinüberfließt; die Zygote liegt stets an der Stelle, die letzterer vor der Copulation eingenommen hat und das Gleichbleiben des Durchmessers der Gallerthülle ist aus der Elastizität und dem Festhaften der Gallerte an der Gametenoberfläche zu erklären.

[1]) Da eine solche Zeichnung bei Wiedergabe von mehr als höchstens drei Stadien äußerst verworren ausfällt (und das gilt auch für andere Bewegungsphänomene, die man in ihrer Lage zu einem Koordinatensystem genau festhalten will), so habe ich mir auf folgende Weise geholfen. Ca. 20 Blatt dünnen Pauspapieres werden gleichgroß geschnitten und mit vier Reißnägeln auf dem Zeichentisch befestigt; dann durchsticht man diese Lage etwas einwärts von den Ecken an vier Stellen mit einer dünnen Nadel. Nach jeder Zeichnung reißt man das betreffende Blatt, ohne die Reißnägel herauszuziehen, vorsichtig ab. Die Nadelstiche, die man durch je zwei sich in ihnen kreuzende feine Tuschestriche verdeutlichen kann, dienen dann beim Übereinanderlegen der einzelnen Blätter als Paßmarken.

Ist man erst durch die Beobachtung dieses Vorganges im Leben auf seine Details aufmerksam geworden, so wird man auch in den Präparaten alle Etappen der Pseudopodienbildung fest-



Textfig. A' 1—6. Pseudopodienbildung des männlichen Gameten und erste Stadien der Verschmelzung; in 4 sind im linken Gameten beide Richtungskörper sichtbar. Hermann, 5 μ. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1900 fach.

gehalten finden, wenn ein genügend großes Material vorliegt (Textfig. A'). Man sieht dann unter einer schon im Leben feststellbaren homogenen Außenschicht des Pseudopodiums eine überaus regelmäßig strukturierte Zone feinwabigen Plasmas, welches von allen Granulationen, die sich sonst im Ectoplasma finden, frei ist. Gegen das übrige Ectoplasma wie auch gegen die homogenen Filopodien ist diese Zone, gleichsam das „Entoplasma" des Pseudopodiums, mehr oder weniger unregelmäßig, jedoch ziemlich scharf abgegrenzt. Ferner kann man hier auch das Zurückweichen des Ectoplasmas beim passiven Gameten sehr schön beobachten, es scheint gerade ein Negativbild des Pseudopodiums zu bilden, bleibt jedoch im übrigen unverändert (Textfig. A'3). Über den Verschmelzungsvorgang selbst ist kein Wort zu verlieren. Hingegen bleibt eine größere oder kleinere Partie der feinwabigen Basalschicht des Pseudopodiums noch lange Zeit nicht nur in der jungen Zygote, sondern auch vielleicht noch in der fertigen Cyste sichtbar (Textfig. A'6, Fig. 38, 39, 103, Textfig. V5, 6), je nach der maximalen Dimension des Pseudopodiums an 1—3 Stellen im Ectoplasma eingesprengt. Die Alveolen werden zum Teil größer und damit die Struktur dieser Schicht ungleichmäßiger.

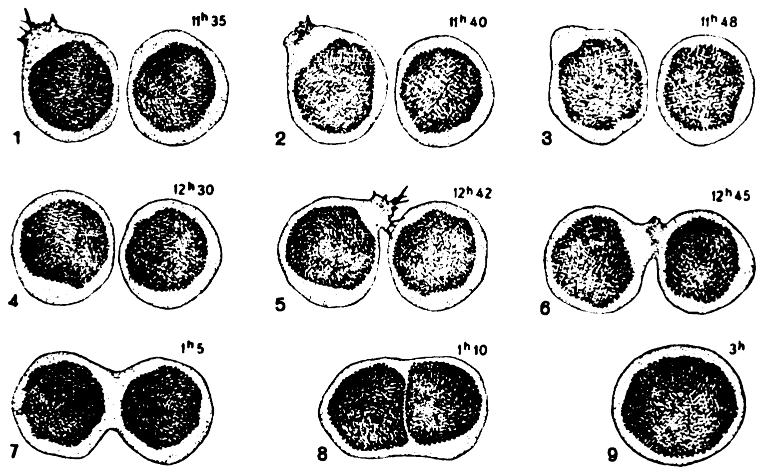
Wir sehen also, daß die beiden Gameten von *Actinophrys* trotz völliger (bis auf die Pseudopodienbildung) morphologischer Übereinstimmung sich in ihrem Verhalten bei dem Verschmelzungsakt grundsätzlich unterscheiden; der eine verhält sich (abgesehen von der kurzen Abwehrreaktion gegen das Pseudopodium) durchaus passiv, der andere hingegen aktiv. Sind wir berechtigt, diesen Unterschied mit dem Gegensatz weiblich — männlich zu identifizieren? Da ich dieser Frage der weiteren Schlußfolgerungen halber einen gewissen Wert beimesse, so will ich im Folgenden alles anführen, was eine bejahende Antwort berechtigt erscheinen läßt.

Die bisherige Schilderung hat uns mit dem Normaltypus der Gametenverschmelzung bekannt gemacht; ein Normaltypus, von dem es einige Abweichungen gibt. Diese sollen jetzt der Reihe nach geschildert werden. Inwieweit die Analyse dieser Abweichungen gestattet, über den Verschmelzungsvorgang selbst mehr auszusagen, als es bisher geschehen konnte, möge das Folgende zeigen.

Verhältnismäßig häufig ist der auf Textfig. B' dargestellte Vorgang zu beobachten. Der aktive Gamet bildet sein Pseudopodium an einer dem passiven abgewandten Seite, zieht es nach einer variablen Zeit vergeblichen Tastens ein und bildet dann ein neues, welches dann meist richtig orientiert ist und zum Ziele führt. Der

„Versuch“ kann jedoch noch ein zweites Mal vergeblich unternommen werden und erst beim dritten Mal Erfolg haben. Und schließlich kann auch das zuerst in der falschen Richtung ausgestreckte Pseudopodium so lange in Tätigkeit bleiben, bis es die für die Verschmelzung geeignete Periode des passiven Gameten versäumt hat oder das Ende der eigenen Aktivitätsperiode herangekommen ist.

Diese Beobachtung gestattet den Schluß, daß die Pseudopodienbildung keine einfache Reaktion auf die Anwesenheit der anderen Gameten darstellt, sondern daß sie bis zu gewissem Grade autonom erfolgt. Der aktive Gamet bildet sein Pseudopodium zunächst auf



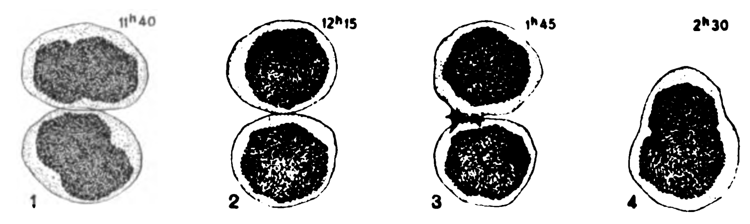
Textfig. B' 1—9. Ausbildung des Pseudopodiums nach der falschen Seite, Rückbildung und neuerdings Ausstrecken in der richtigen Direktion. Microaquarium. Vergr. ca. 425fach.

Grund einer ihm innewohnenden Potenz; die Richtung, in der es ausgestoßen wird, kann, muß aber nicht in vielleicht steigendem Maße durch irgendwelche Äußerungen des passiven Gameten bestimmt werden.

Schon auf Seite 18 war die zeitliche Differenz im Ablauf der Reifungsteilungen in beiden Gameten eines Paares kurz erwähnt worden. Es ließe sich nun, daran anknüpfend, folgender Einwand erheben: die beiden Gameten besitzen wohl beide die Fähigkeit zur Pseudopodienbildung, nur kommt der eine meist nicht dazu, diese Potenz zu manifestieren, da sein Partner, und das ist jeweils der, in dem die zweite Reifungsteilung früher abgelaufen ist als im anderen, bereits die Initiative ergriffen hat.

Um diesen Einwand auf seine Stichhaltigkeit hin zu prüfen, seien zunächst die Verhältnisse ausführlicher dargelegt.

In ca. 85 Proz. aller Fälle ist es der aktive Gamet, der mit den Reifungsvorgängen um 5—20 Minuten früher fertig ist als sein Partner. Diese zeitliche Differenz nimmt frühestens gegen Ende des Bukettstadiums (welches von beiden Partnern meist gleichzeitig durchlaufen wird) ihren Anfang und erreicht bis zur Telophase der Äquationsteilung den angegebenen Grad. Sie variiert jedoch selbst dort, wo sie überhaupt nachweisbar ist in der Weise, daß sie in um so höheren Prozentsätzen nachweisbar ist, je ältere Stadien man daraufhin untersucht. Wenn man die Verteilung der Anfangspunkte dieser zeitlichen Entwicklungsdifferenz untersucht, so findet man, für die Gesamtheit ihres Vorkommens auf den verschiedenen Stadien prozentuell ausgedrückt: spätes Bukettstadium 5 Proz., Strepsinem 15 Proz., Reduktionsteilung 30 Proz., Äquationsteilung 50 Proz. Mit



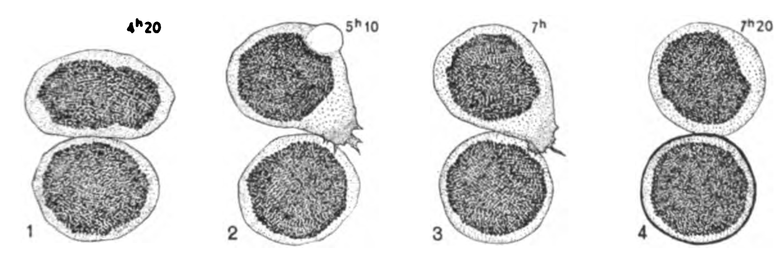
Textfig. C' 1—4. Bestehenbleiben der geschlechtlichen Differenzierung trotz synchronen Ablaufs der zweiten Reifungsteilung. Microaquarium. Vergr. ca. 425 fach.

anderen Worten, je spätere Stadien man daraufhin prüft, desto mehr Aussicht hat man, diese Differenz festzustellen; dies kann natürlich auch im fixierten Präparat erfolgen. Diese Beschleunigung im Absolvieren aller Vorbereitungen zur Befruchtung als männlichen Sexualcharakter zu deuten, erscheint gewagt, weil sie sicher in dem Zeitpunkt ihres Beginnes, vielleicht aber auch in ihrer Intensität selbst stark variiert und schließlich, weil sie nicht immer vorhanden ist.

Bestünde nun der eingangs angeführte Einwand zu Recht, dann müßte bei den restlichen 15 Proz. gleichzeitige Pseudopodienbildung beider Gameten eintreten. Dies ist aber nicht der Fall: auch wenn in beiden Gameten die zweite Reifungsteilung synchron abläuft, so bildet doch nur einer von ihnen das Pseudopodium (Textfig. C').

Noch mehr: diese 15 Proz. zerfallen wieder in 10 und 5 Proz.; in 10 Proz. verlaufen die Reifungsvorgänge in beiden Gameten

gleichzeitig, in den restlichen 5 Proz. verlaufen sie im passiven Gameten rascher, hier bildet der Gamet, der später fertig wird, Pseudopodien (Textfig. D'). Der Ablauf dieser Variante des Befruchtungsvorganges zeigt uns aber fernerhin, daß die Befruchtungsfähigkeit des passiven Gameten von beschränkter Dauer ist: in dem abgebildeten Fall versuchte der aktive Gamet durch nahezu 2 Stunden mit dem passiven zu verschmelzen, ohne Erfolg zu haben, und schließlich umgab sich jeder Gamet mit einer Cystenmembran, wobei der passive Gamet wie auch in den Reifungsvorgängen so auch hierin dem aktiven vorauseilte. Wiederholte Beobachtungen dieses Vorganges ließen die Dauer der Befruchtungsfähigkeit des passiven Gameten auf längstens 30 Minuten nach Ende der zweiten Reifungsteilung (Abkugelung nach erfolgter Streckung) bestimmen. Erfolgt innerhalb dieser Empfänglichkeitsperiode keine Annäherung des aktiven Gameten, so encystiert sich der passive für sich, parthenogenetisch. Beim aktiven Gameten

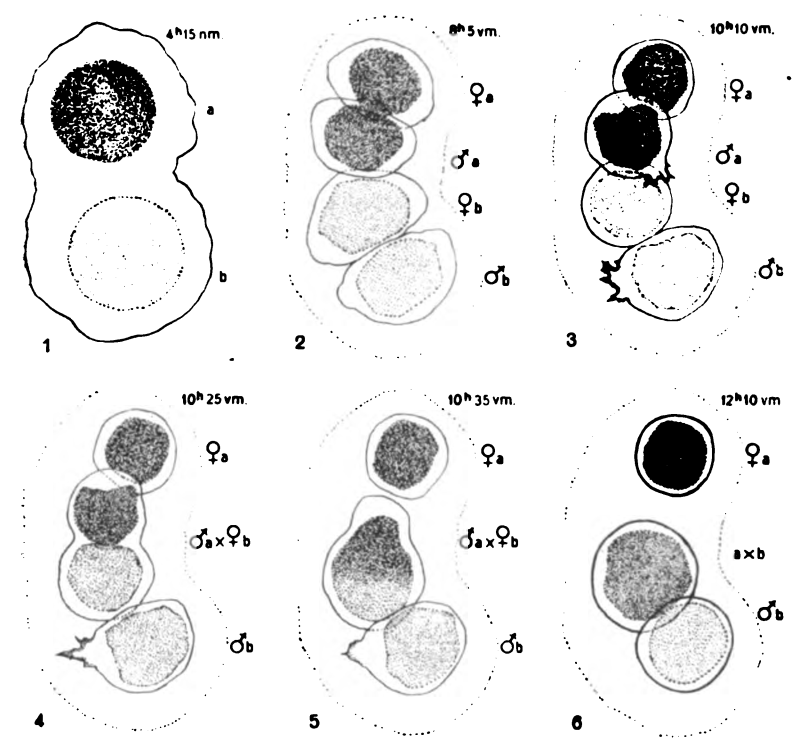


Textfig. D' 1—4. Parthenogenese im Anschluß an schnellere Entwicklung des weiblichen Gameten. Microaquarium. Vergr. ca. 425fach.

ist eine solche Beschränkung seiner Aktivitätsperiode ebenfalls vorhanden; doch sind ihr weitere Grenzen, 2—3 Stunden, gezogen. Diese Tatsachen erscheinen bei einem Formwechselphänomen mit so streng gebundener Abfolge seiner einzelnen Phasen, wie es die Befruchtung ist, weiter nicht verwunderlich. Man kann also sagen: Wenn die Aktivitätsperiode auf diese oder jene Weise außerhalb der Empfänglichkeitsperiode fällt, dann erfolgt solitäre (parthenogenetische) Encystierung beider Gameten; es gibt noch eine weitere Möglichkeit hierzu, doch scheint die überwiegende Mehrzahl der Parthenogenesen auf diesem Wege zu entstehen.

Bis jetzt ist also festgestellt worden, daß die beiden Gameten eines Paares stets tiefgehende Unterschiede aufweisen. Nur einem von ihnen kommt die Fähigkeit zu, ein Pseudopodium zu bilden und in den anderen Gameten hinüberzuwandern. Wir könnten also

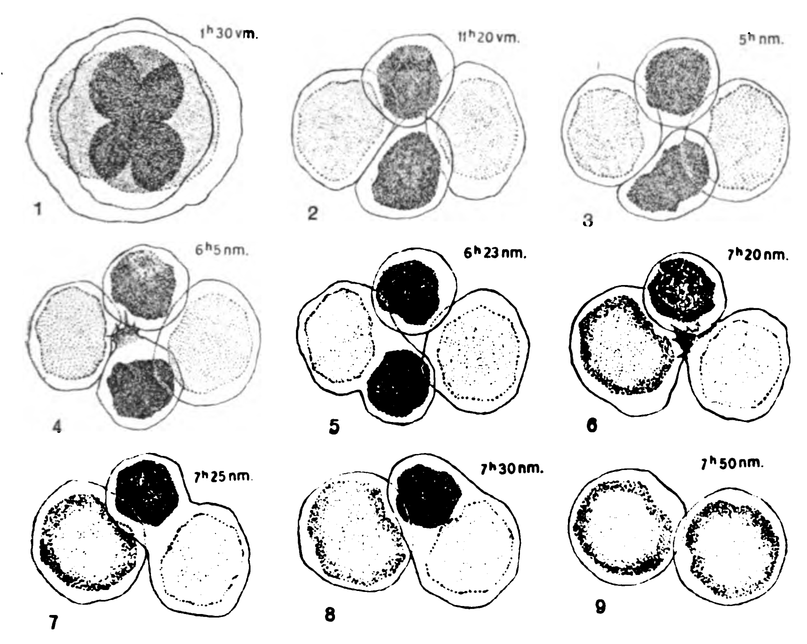
bereits von männlichen und weiblichen Gameten jeden Paares sprechen. Könnte man jedoch feststellen, **daß sich ein männlicher Gamet eines Paares zu einem weiblichen Gameten eines anderen Paares ebenfalls männlich verhält**, dann würden die letzten Bedenken gegen eine solche Bezeichnung fallen.



Textfig. E' 1—6. Fremdbefruchtung als Folge der Plasmogamie der Gamonten. Die beiden Gametenpaare a und b sind (nur in der Zeichnung) durch verschiedene Schattierung ihres Entoplasmas kenntlich gemacht. Microaquarium. Vergr. ca. 425 fach.

Solche Vorgänge waren am ehesten bei solchen dicht beieinanderliegenden Gametenpaaren zu erwarten, die nicht durch Gallerte getrennt waren; also nach Plasmogamie der betreffenden Gamonten. Diese Erwartung hat sich bestätigt. Infolge der Raumverhältnisse kommen für die Beobachtung nur Plasmogamien zweier Gamonten in Betracht. Und da gibt es drei Möglichkeiten. 1. Es kopulieren die einander zugehörigen Gameten jedes Paares miteinander (Textfigur W). 2. Fremdbefruchtung in zwei Modifikationen: a) Beide Paare

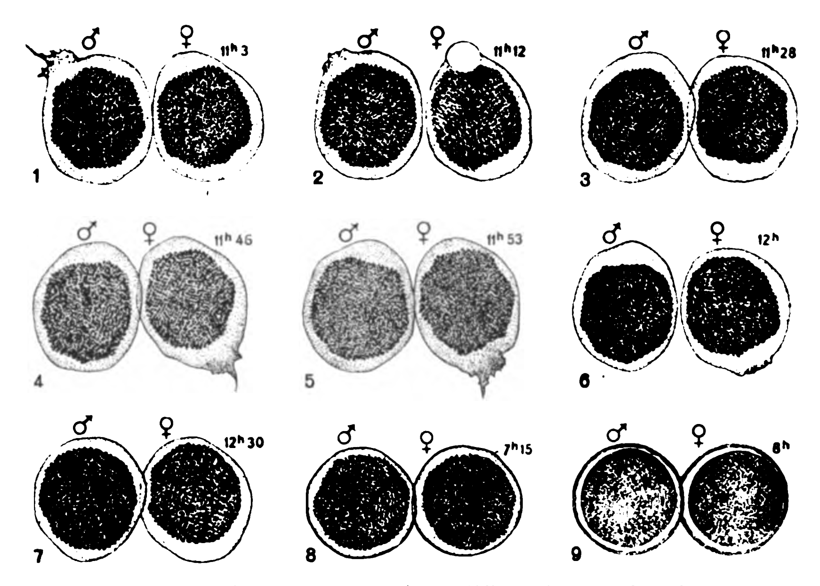
sind miteinander nur mit zwei Gameten benachbart (Textfig. E'). In diesem Fall war es der männliche Gamet des oberen (kleineren) Paares, der sein Pseudopodium nicht in der Richtung nach seinem Partner, sondern nach dem weiblichen Gameten des unteren (größeren) Paares ausstreckte und mit ihm verschmolz. Der männliche Gamet dieses letzten Paares hatte ebenfalls bereits — und noch dazu bereits um 3 Minuten früher — das Pseudopodium gebildet (allerdings nicht ganz in der richtigen Orientierung, die jedoch in anderen Fällen oft zum Ziel geführt hat), trotzdem trat es nicht in Aktion, es



Textfig. F' 1—9. Kreuzbefruchtung als Folge von Plasmogamie der Gamonten. Gametenpaare durch verschiedene Schattierung des Entoplasmas unterschieden. Microaquarium. Vergr. ca. 425fach.

wurde 30 Minuten nach seiner Ausbildung eingezogen, und der Gamet encystierte sich solitär. Dasselbe tat der weibliche Gamet des oberen Paares. Aus diesem Beispiel erhellt noch einmal die Unfähigkeit des weiblichen Gameten Pseudopodien zu bilden (s. auch Textfig. B') und ferner, daß offenbar der Beginn der Verschmelzung die Empfänglichkeit des weiblichen Bestandteiles der Zygote für eine neuerliche Befruchtung aufhebt, wie das aus dem folgenden Beispiel noch besser erhellt. Diese Form der Fremdbefruchtung kommt am häufigsten vor; ich habe sie 11mal beobachten können.

b) Alle Gameten beider Paare sind einander benachbart. Dann kann eine regelrechte Befruchtung über Kreuz stattfinden (6mal beobachtet). In zwei Fällen konnte nun der auf Textfig. F' dargestellte Vorgang beobachtet werden. Die plasmogam vereinigten Gamonten lagen nicht neben-, sondern übereinander und außerdem standen die Teilungsachsen ihrer progamen Teilungen aufeinander normal. Nach erfolgter Teilung beider sanken die Gameten des oben liegenden Paares (in der Zeichnung dunkel punktiert) zwischen



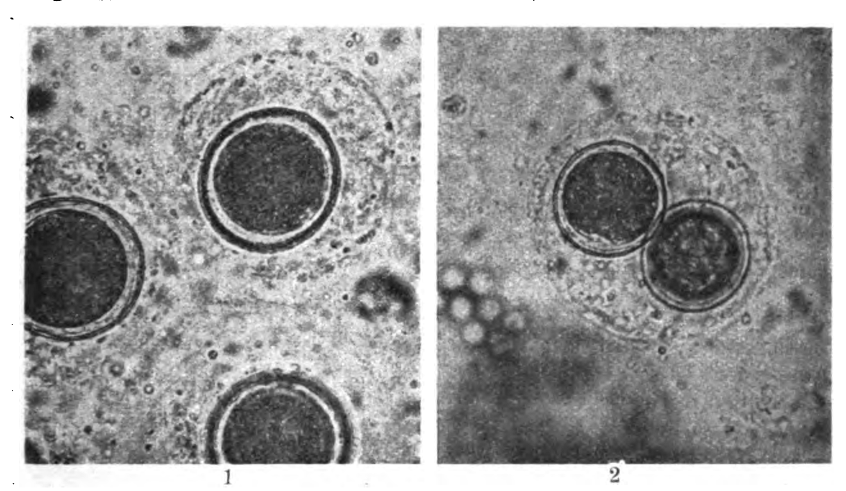
Textfig. G' 1—9. Unvollkommene Geschlechtsdifferenzierung, Pseudopodienbildung beim weiblichen Gameten und Parthenogenese. Microaquarium. Vergr. ca. 425fach.

die des unteren Paares ein und drängten sie etwas auseinander, wurden aber dabei selbst auch etwas voneinander getrennt. Als erster bildete nun der männliche Gamet des (ehemals oberen) kleinen Paares ein Pseudopodium aus, nahm jedoch nicht die Richtung auf seinen Partner, sondern auf den weiblichen Gameten des unteren größeren Paares (Textfig. F' 4) und verschmolz mit diesem. Nach ca. 1 Stunde begann der männliche Gamet des anderen (großen) Paares sein Pseudopodium nach dem oben liegenden Gameten des anderen (kleinen) Paares auszustrecken und verschmolz ebenfalls mit ihm. Hierbei floß er aber nicht in den weiblichen Gameten hinüber, sondern es fand der umgekehrte Vorgang statt, was begreiflich erscheint, wenn man die größere Masse des männlichen

Gameten und den Umstand, daß der weibliche schief oberhalb von ihm lag, in Betracht zieht.

Wie sich die Abkömmlinge solcher durch Kreuzbefruchtung entstandenen Cysten verhalten, konnte ich bis jetzt nicht feststellen.

Als letzte Anomalie sei der auf Textfig. G' wiedergegebene Fall angeführt, der nur äußerst selten vorzukommen scheint (nur 2 mal beobachtet). Der männliche Gamet bildete sein Pseudopodium auf der dem weiblichen Gameten abgewendeten Seite und zog es bald wieder ein. Nach einer halben Stunde wiederholte sich dieser Vorgang, aber nicht etwa beim männlichen, sondern beim weiblichen



Textfig. H' 1, 2. Normale (1) und parthenogenetische (2) Cysten bei derselben. Vergrößerung photographiert. Gallerthüllen deutlich sichtbar. Microaquarium. Vergr. 500 fach.

Gameten. Die Pseudopodiumbildung war hier etwas schwächer, als vorhin beim männlichen Gameten, dauerte ca. eine Viertelstunde und wurde dann rückgängig gemacht. Beide Gameten encystierten sich solitär (parthenogenetisch). Dies ist der einzige Fall, in dem eine geschlechtliche Verschiedenheit beider Gameten nicht festgestellt werden kann. Schon durch seine Seltenheit wäre er, selbst wenn eine Verschmelzung der Gameten stattfände, als abnorm gekennzeichnet; diese Auffassung gewinnt aber an Wahrscheinlichkeit, wenn man in Betracht zieht, daß die Pseudopodiumbildung des weiblichen Gameten zu keinem Resultat führte. Solche Ausnahmefälle ungenügend oder gar nicht durchgeführter sexueller Differenzierung kommen überall vor und sind auch in diesem Falle, wie wir unten sehen, als Ausgangspunkte weiterer Erkenntnis wertvoll. Damit

haben wir einen dritten Modus der Entstehung parthenogenetischer Cysten kennengelernt.

Nunmehr kann die oben gestellte Frage, ob die Verschiedenheit der *Actinophrys*-Gameten als der Ausdruck einer geschlechtlichen Differenzierung zu betrachten ist, wohl bejaht werden. Eine sexuelle Differenzierung hier in Abrede stellen, hieße die einzige für das ganze Organismenreich passende Definition des Gegensatzpaares männlich — weiblich, die wir haben: männlich = aktiv, weiblich = passiv, ablehnen und solange wir keine bessere Definition der sexuellen Unterschiede kennen, müssen wir uns mit dieser obwohl ungenügenden und in keiner Weise kausal fundierten Formulierung begnügen.

Bei *Actinophrys* besteht also physiologische Anisometie bei völliger morphologischer Übereinstimmung beider Gameten.

Ist mit dieser Feststellung das Thema erschöpft oder gestattet sie Schlußfolgerungen, die weiterführen?

Die Feststellung einer Anisogametie ist an sich schon in gewissem Sinne als Fortschritt zu bezeichnen, weniger in rein deskriptivem Sinne, als weil sich dadurch ein weiterer Fall von Isogametie als Anisogametie entpuppt hat; ähnlich wie bei den Gregarinen, wo auch die sexuelle Verschiedenheit der Gameten bei fortschreitendem Bekanntwerden mit den feineren Details überall festgestellt werden konnte. Überblicken wir die Fülle der Befruchtungsphänomene bei Protisten mit tierischer Ernährung, so findet sich einwandfrei festgestellte Isogametie nur bei *Scytomonas*, *Trichosphaerium*, Foraminiferen, Myxomyceten und *Amoeba diploidea* (bei *Actinosphaerium* werden die Gameten wohl in derselben Weise differenziert sein wie bei *Actinophrys*), also eine im Verhältnis zu den Fällen von Anisogametie geringe Zahl. Weit verbreiteter ist das Vorkommen von Isogametie bei pflanzlichen Protisten, Algen und Phycomyceten, doch erscheint angesichts der Sachlage bei tierischen Protisten die Vermutung nicht unangebracht, daß auch hier die Anzahl der Fälle von Isogametie mit zunehmender Genauigkeit speziell darauf gerichteten Untersuchungen erheblich verringert, wo nicht ganz auf Null reduziert werden dürfte. Warum auf diese Feststellungen solcher Wert zu legen ist, wurde u. a. von Hartmann an verschiedenen Orten auseinandergesetzt und ich kann es daher in aller Kürze hier berühren.

Das tatsächlich verbreitete Vorkommen einer richtigen Isogametie, also einer völligen Gleichartigkeit beider Gameten **in jeder**

Hinsicht, steht jeder Sexualitätstheorie hindernd im Wege. Weder die Bütschli-Hartmann'sche Sexualitätshypothese, die zwar, vom indifferenten Zustand ausgehend, eine sexuelle Differenzierung zweier aufeinander reagierenden Gameten als unbedingt nötige Voraussetzung des sexuellen Aktes annimmt, noch die mendelistische Geschlechtsfaktorenhypothese, die sich überhaupt erst auf das Vorhandensein eines Gegensatzpaares männlich — weiblich aufbaut, können mit der Isogametie etwas anfangen. Und da jede Theorie, die Allgemeingültigkeit anstrebt, zunächst solange alle Hindernisse an den Weg zu schaffen sucht, bis dies Unternehmen als wirklich aussichtslos feststeht, so muß von diesem Standpunkt aus jeder neue Fall, der ein solches Hindernis beseitigt, als neuer Stützpunkt der Theorie aufgefaßt werden. In unserem Fall ist nun ferner der Umstand als bedeutungsvoll anzusehen, daß die beiden Gameten Abkömmlinge einer Mutterzelle sind. Eine Auffassung des Sexualproblems, der die Isogametie nicht hindernd im Wege steht, ja vielleicht noch mehr als primitiver Anfang der Sexualität wertvoll ist, wie z. B. die Amphimixislehre, die allerdings auf kausale Erklärung der Sexualität verzichtet, muß jedem Fall von Autogamie ratlos gegenüberstehen; eine Erklärung dieses Sexualvorganges als durch Rückbildung entstanden, wäre eine Ausflucht. Ist nun gar Anisogamie mit Autogamie verbunden, dann spricht das doch sehr für die primäre Geschlechtsdifferenzierung als Voraussetzung, wo nicht Ursache der Befruchtungsbedürftigkeit und damit der Befruchtung selbst.

Und damit sind wir zu dem zweiten Punkt gekommen, der bei den Befruchtungsvorgängen von *Actinophrys* einer Betrachtung wert erscheint. Die Gameten entstehen aus einer Zelle durch die progame Teilung. Zwischen dieser Teilung und dem Zeitpunkt, wo die geschlechtliche Verschiedenheit jener manifest wird, liegen nur die Reifungsvorgänge. Anhaltspunkte für das Vorhandensein eines Geschlechtschromosomenmechanismus bestehen nicht, doch ist natürlich ein solcher nie in Abrede zu stellen, da durch den Lygäustyp stets ein Ausweg (morphologisch nicht unterscheidbares X-Y-Paar) freibleibt. Aber selbst, wenn ein solcher Mechanismus tätig wäre, so kann die regelmäßige Verteilung von männlich — weiblich auf die beiden Gameten nicht allein auf ihm beruhen; denn bei höheren Organismen sehen wir, daß dieser Mechanismus gleichsam blind arbeitet und die Verteilung der Geschlechtsfaktoren dem Zufallsgesetz folgt. Überall dort jedoch, wo eine Ausnahme davon zu konstatieren ist (*Angiostomum*, Aphiden), müssen wir einen Faktor annehmen, der

dem Geschlechtschromosomenmechanismus übergeordnet ist, ihn regulierend beeinflußt.

Auch bei *Actinophrys* müssen wir, selbst bei Annahme eines Chromosomenmechanismus, der in jedem Gameten die entgegengesetzten Faktoren eliminiert (in den Richtungskörper bringt), einen solchen übergeordneten, leitenden Faktor annehmen. Daß er nicht in der Außenwelt zu suchen ist, geht aus dem ganzen Vorgang hervor. Und wenn er im Innern des Tieres zu suchen ist, dann kann er nur durch die die beiden Gameten trennende progame Teilung in Tätigkeit gesetzt werden. Die progame Teilung wirkt also geschlechtsdifferenzierend. Um Mißverständnissen vorzubeugen (auf deren Möglichkeiten ich durch öftere mündliche Diskussionen über dieses Thema aufmerksam geworden bin), sei ausdrücklich betont, daß ich diese Aufteilung der geschlechtsdifferenzierenden Faktoren keineswegs in die progame Kernteilung verlege — die Beobachtungstatsachen berechtigen ja keineswegs, sie anders denn als gewöhnliche Äquationsteilung aufzufassen, sondern in die progame Teilung in ihrer Gesamtheit als Zellteilungsvorgang.

Diese Verteilung entspräche im allgemeinen jeglichem polaren Differenzierungsvorgang, im besonderen jeder Teilung, die bei einer monözischen haploiden Pflanze (Moose, *Vaucheria*) die Anlagen von männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen trennt. Stimmt man dieser Auffassung zu, dann muß man weiterhin zugeben, daß dieser Form der Geschlechtsverteilung durch andere Faktoren als den ihr in diesem Fall untergeordneten Chromosomenmechanismus zumindest ebensolcher Beachtung und Einschätzung wert ist als dieser. Und weiterhin muß man zugeben, daß diese Art von Geschlechtsbestimmung in dem Fall von *Actinophrys* mit den Forderungen der Sexualitätshypothese gut in Einklang steht; zumal wenn man die in meiner vorl. Mitteilung dargelegten experimentellen Ergebnisse in Betracht zieht. Dann wäre der ganze Vorgang so darzustellen: der Organismus (in dem beides, ♂ und ♀ Potenzen, sich die Wage halten) kann sich, solange das Gleichgewicht nicht gestört ist, unbegrenzt durch Zweiteilung vermehren; der die Befruchtung auslösende Faktor gibt zunächst den Anstoß zu einer Trennung [1]) der ♀ und ♂ Faktoren in der progamen Teilung, worauf dann die weiteren Befruchtungsvorgänge als Folge dieser Trennung ihren Verlauf nehmen.

[1]) Diese Trennung kann natürlich auch in unvollkommener Weise zustande kommen (relative Sexualität) und es wäre die Beobachtung, daß gelegentlich auch der weibliche Gamet Pseudopodien bilden, also männliche Potenzen enthalten kann (Textfig. G¹), als weitere Stütze der Sexualitätshypothese aufzufassen.



Vielleicht kann ein weiteres Versuchsergebnis in diesem Sinne interpretiert werden. Der Gedanke, die einzelnen Stadien der Pädogamie irgendwie zu beeinflussen, um aus den Störungen dann Rückschlüsse auf die Bedeutung, der betreffenden Stadien zu ziehen (etwa Störung der Reduktionsteilung usw.), lag ja nahe. Jedoch hatte ich mir diese Versuche für später aufgehoben. Die Versuche, von denen jetzt die Rede ist, gingen von einer anderen Fragestellung aus; nämlich: in welchem Anfangsstadium der Pädogamie kann dieser Vorgang noch rückgängig gemacht und die betreffenden Individuen wieder zur vegetativen Teilung angeregt werden. Die hierbei angewandte Methode war: Abkratzen einzelner Individuen in verschiedenen Stadien mit einer Pipette und Übertragung in sauerstoffreiches Medium ohne Stoffwechselprodukte (Knoplösung 0,01 Proz., der niedrige Salzgehalt wegen seines steigernden Einflusses auf die Teilungsrate). Die Empfindlichkeit der Befruchtungsstadien gegen Eingriffe jeder Art wurde schon mehrfach erwähnt; auch die vorhergehend angegebene Manipulation hatte oft Störungen zur Folge, nämlich parthenogenetische Encystierung. Dieses Resultat konnte stets mit Sicherheit erzielt werden, w e n n m a n d i e T i e r e w ä h r e n d d e s A b l a u f e s d e r p r o g a m e n T e i l u n g — gleichgültig auf welchen Stadien — b e h e l l i g t e; wenn die Versetzung in frisches Medium auf späteren Stadien erfolgte, so ergab sie nur vom Stadium der ersten Reifungsteilung ab ein höherer Prozentsatz von Parthenogenesen, der jedoch dem bei Störung der progamen Teilung erzielten nie nahe kam; Stadien, die zwischen dem Ende der progamen Teilung und dem Anfang der ersten Reifungsteilung lagen, ließen sich meist nicht stören, die Gameten copulierten normal.

Die Ergebnisse lassen sich zugunsten der Auffassung der progamen Teilung als geschlechtsbestimmenden Vorgang interpretieren, wenn man den raschen Ablauf der Reifungsvorgänge im männlichen Gameten, der, wie wir sahen, in 85 Proz. der Gesamtfälle vorlag, auch als Geschlechtscharakter zuläßt. Die Parthenogenesen kommen, so sahen wir oben, meist dann zustande, wenn die ♂ Aktivitätsperiode außerhalb der ♀ Empfänglichkeitsperiode fällt. Dies ist der Fall, wenn die Schnelligkeit der Ablaufgeschwindigkeit der Reifungsprozesse der Männchen in irgendeiner Weise meist zugunsten der im Weibchen verändert wird. Dies geschieht durch Eingriffe während der progamen Teilung; somit wäre deren geschlechtsbestimmender Charakter auch durch diese Versuche wahrscheinlich gemacht. Es sei jedoch hervorgehoben, daß die Versuchsresultate

noch als durchaus provisorisch zu gelten haben, und daß also auch diese Argumentation, die noch dazu auf der Auffassung der höheren Reifungsgeschwindigkeit als männlichen Charakters basiert, ebenso zu betrachten ist.

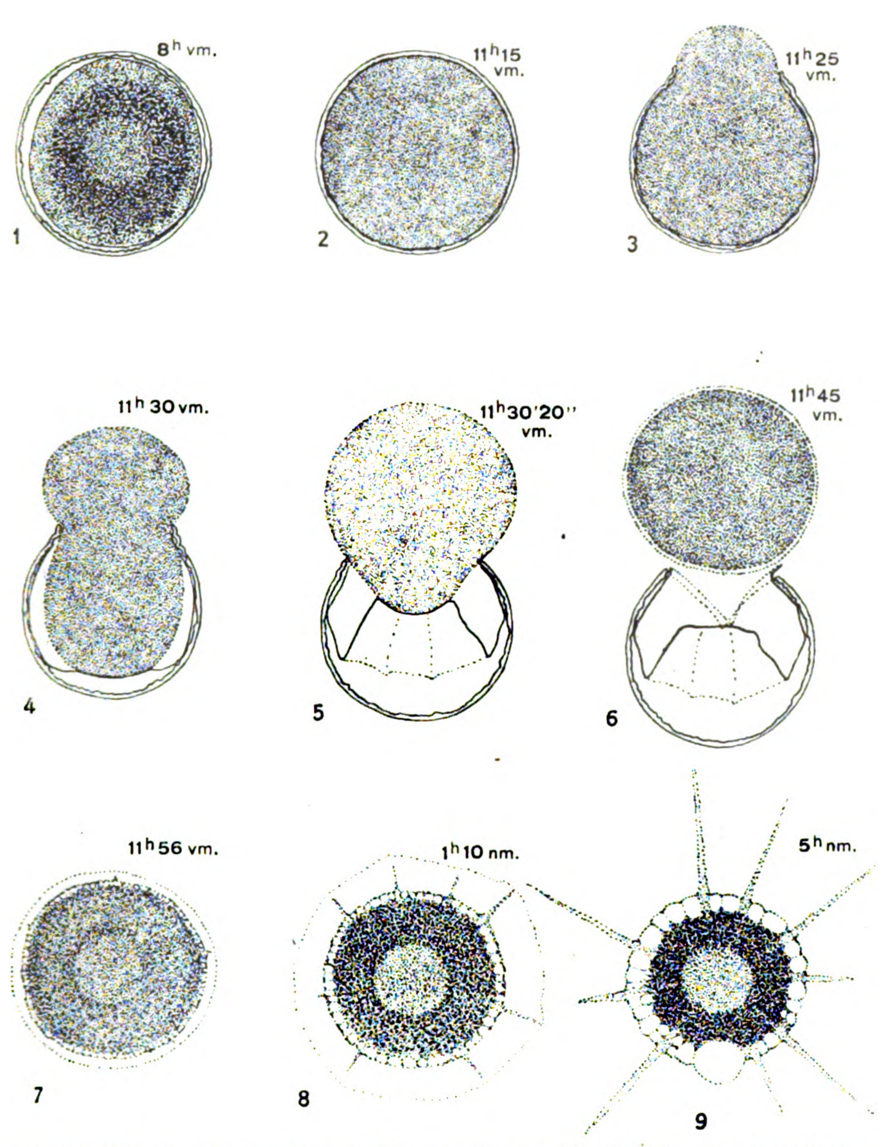
6. Die Cyste und der Abschluß des Entwicklungskreises.

Die fertige Cyste (Fig. 39, 105) ist gegen die Außenwelt durch drei Hüllbildungen abgegrenzt. Von außen nach innen folgen aufeinander: erstens die vom Gamonten ausgeschiedene konzentrisch geschichtete Gallerthülle, zweitens die Ectocyste, eine im Durchschnitt 1,5 μ dicke, deutliche, doppelt konturierte Membran mit glatter Außen- und runzeliger Innenfläche ohne sonstige Strukturen (Kieseleinlagerungen usw.), drittens die Entocyste, eine dünne glatte Membran, die dem Plasmakörper der Cyste dicht anliegt. Schon oben wurde geschildert, wie die Ectocyste an der Oberfläche der jungen Zygote allmählich abgeschieden wird, wie das Plasma sich davon allseits zurückzieht und neuerdings mit einer neuen Membran, der Entocyste, umgibt (Textfig. V 11, 12; Y 12). Daher besitzt die Ectocyste, die oft ellipsoide Form hat, die ursprünglichen Dimensionen der jungen Zygote (35—44 μ im Durchmesser), während der von ihr durch einen 3—5 μ breiten Zwischenraum getrennte, stets genau kugelförmige Plasmakörper der Cyste 30—40 μ mißt. Im Zentrum liegt der Kern, regelmäßig alveolär gebaut, mit spärlich ausgebildeten Nucleolarbrocken an der Peripherie und einigen ins Innere eingesprengten Granulis. Er wird von einer schmalen Zone (bis auf einige Lipoblasten) einschlußfreien Plasmas umgeben, darauf folgt das übrige Plasma, welches von Fetttropfen und Lipoblasten dicht erfüllt ist. An der Peripherie ist das Ectoplasma bis auf ein Minimum reduziert, nur an 1—3 Stellen finden sich unregelmäßig alveolär gebaute Zonen einschlußfreien Plasmas, vielleicht die Reste des männlichen Pseudopodiums.

Bringt man diese Cysten in ein der ursprünglichen Kulturflüssigkeit gegenüber hypotonisches Medium, so erfolgt nach 3 bis 20 Stunden die Keimung (Textfig. I'1)[1]. Allmählich quillt der Plasmakörper auf, bis die Entocyste der Innenseite der Ectocyste dicht angeschmiegt ist und letztere auch Kugelgestalt annimmt (Textfig. I'2). Hierbei nimmt das Innere der Cyste, in welcher man

[1]) Die feinen Details der Keimung wurden ebenso im Microaquarium beobachtet wie die der Befruchtung.

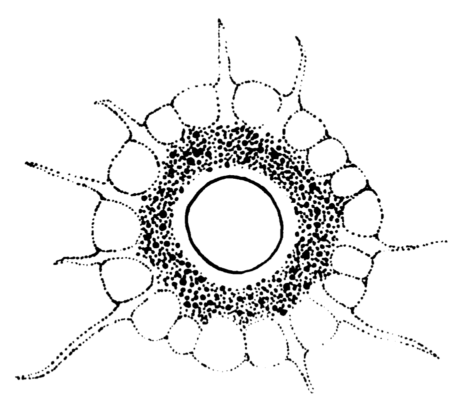
vorher doch noch die Umrisse des Kerns, wenn auch undeutlich, wahrnehmen konnte, einen vollkommen gleichmäßig dunklen Farbton an, der jedoch im ganzen heller ist als die dunklen Partien der ruhenden Cyste.



Textfig. I 1—9. Neun aufeinanderfolgende Stadien der Keimung an einer Cyste im Leben beobachtet. Microaquarium. Vergr. 650 fach.

Etwa eine bis anderthalb Stunden nach Eintritt dieser Veränderung platzt die Ectocyste und mit ihr in gleichem Umfang die Entocyste und durch den so entstandenen einfachen Schlitz quillt ein Teil des Protoplasmas hervor (Textfig. I'3). Der Schlitz wird stark erweitert und nach ca. 5 Minuten sieht man den von der Membran eingeschlossenen Teil des Plasmas sich von dieser abheben, wobei die Entocyste an dem der Rißstelle gegenüberliegenden Pol haften bleibt und mitgezogen wird. Plötzlich gleitet nunmehr der Plasmakörper mit einem Ruck aus der Ectocyste heraus, wobei er die Entocyste zum Teil weiter mitnimmt und etwas umstülpt (Textfigur I'5). Man hat den Eindruck, daß dieses Herausspringen durch die Elastizität der Ectocyste bewirkt wird; die Breite des Schlitzes ist nach dem Freiwerden des Keimlings wesentlich geringer als vorher. Die junge *Actinophrys* liegt nun vor der Cystenmembranöffnung und rundet sich wieder völlig ab. Sodann hebt sich von ihrer Oberfläche eine feine Membran von offenbar gallertartiger Beschaffenheit ab (Textfig. I'6), und in dem Maße, wie dieser Vorgang vorwärts schreitet, sieht man einerseits eine geschlossene Reihe von Vakuolen, die zusehends größer werden, andererseits feine Höcker und Spitzen an der Peripherie des Plasmas auftreten. Letztere stellen die jungen Pseudopodien dar, deren Spitzen bei ihrem Längenwachstum die immer undeutlicher werdenden Umrisse der Gallerte vor sich herschieben, bis diese schließlich völlig verschwindet (Textfigur I'7,8). Die Vakuolen zeigen schließlich die typische Anordnung der Ectoplasmavakuolen, eine von ihnen betätigt sich bald als pulsierende Vakuole. Hierbei muß bemerkt werden, daß nach der die Keimung einleitenden Quellung der Cyste kein weiteres Größenwachstum des Keimlings erfolgt; das Ectoplasma vergrößert sich auf Kosten des Entoplasmas, und die fertigen jungen *Actinophrys*-Individuen haben, bevor ihnen Nahrung dargeboten wird, denselben Durchmesser wie die gequollene Cyste. Die Fettmassen unterliegen von der Quellung der Cyste an einer raschen Reduktion, das Entoplasma ist erfüllt von zahllosen zerstäubten Fetttröpfchen (Textfig. J'). Nunmehr ist das junge Tier imstande, Nahrung aufzunehmen und erreicht von diesem Moment an unter Wachstum von Kern und Plasma binnen 12—20 Stunden den normalen Habitus der vegetativen Form und kann dann zur ersten Teilung schreiten, ja es kann sogar bei geeigneter Versuchsanordnung 40 Stunden nach erfolgter Keimung neuerlich zur Pädogamie gezwungen werden, ohne daß eine Teilung inzwischen erfolgt wäre. Damit ist der Kreis geschlossen.

Noch eine Bemerkung zur Ökologie der Cysten. Das Cystenstadium der Protisten erscheint uns nicht nur als Ruhestadium sondern auch als eine diversen ungünstigen Milieuzuständen besser als die vegetative Form angepaßte Formwechselphase. Dies gilt jedoch nicht ohne Einschränkung. Gegen Eintrocknung und Schädigung durch Mineralsäuren resp. deren Salze sind die Cysten der meisten Protisten sicher gut geschützt (die *Actinophrys*-Cyste verträgt allerdings beides nicht). Ob allerdings gegen jegliche toxische (diesen Begriff im weitesten Sinne gefaßt) Schädigung, das ist sehr die Frage. Schon die großen Schwierigkeiten, auf die man bei dem Versuch, die Cysten manches Protisten zur Keimung zu veranlassen, stößt, geben zu denken. Bei Thecamöben habe ich die Erfahrung



Textfig. J'. Fetttropfen in einem frisch aus der Cyste geschlüpften Tier. Flemming, 5 μ-Paraffinschnitt, ungefärbt ohne Xylolbehandlung in Zedernöl beobachtet. Vergr. ca. 1300 fach.

gemacht, daß bei einer encystierten Kultur nach 8 Wochen bis zu 50 Proz. aller Cysten absterben, wo hingegen ein Absterben vegetativer Individuen nur selten festgestellt werden kann. Auch bei anderen Protisten (*Colpidium*, manche Amöbenarten, *Volvox*) verfüge ich über ähnliche Erfahrungen. Bei *Actinophrys* kann ich noch mehr positive Daten anführen. Die Cysten sind nicht nur nicht gegen Austrocknen (wenn auch noch so allmähliches), sondern auch nicht gegen verdünnte NCl-, Na_2SO_4- und K_2MnO_4-Lösungen (alles Substanzen, die zur Trennung anderer Protozoencysten von nichtencystierten Individuen von Cutler mit Erfolg verwandt wurden und deren ich mich, bevor ich die Keimungsbedingungen genau kannte, zur Elimination überlebender vegetativer Tiere bedienen wollte) geschützt.

Ja, sie vertragen nicht einmal das Losreißen vom Boden des Kulturgefäßes zum Unterschied von früheren Befruchtungsstadien (S. 81). Die Keimung erfolgt nur dann, wenn man die Cyste völlig unbehelligt läßt und nur die Kulturflüssigkeit wechselt. Noch manche andere noch ungenau analysierte Erfahrung schließt sich hier an und verstärkt den Eindruck, daß die Cyste unter allen Stadien des Formwechsels unseres Versuchsobjektes das hinfälligste ist.

Ich sehe in der Empfindlichkeit der Cysten gegen das Losreißen vom Boden des Kulturgefäßes einen Fingerzeig zum Verständnis dieser Verhältnisse. Die Cyste liegt mit einem Teil der Gallertschicht dem Boden des Kulturgefäßes direkt auf. In der Kulturflüssigkeit befindet sich eine Menge von Bakterien und Stoffwechselendprodukten. Es ist nun durchaus denkbar, daß z. B. die vom Kulturmedium umspülten Partien der Gallertoberfläche gegen diese Agentien in irgendeiner Weise geschützt, z. B. impermeabel geworden sind, daß jedoch dieser Schutz bei dem an der Glasoberfläche haftenden Teil der Gallerte fehlt. Die Cystenmembran ist wenigstens zum Teil permeabel (sonst wäre die Cyste nicht durch Herabsetzung des osmotischen Druckes des umgebenden Mediums zur Keimung zu veranlassen). Und daß ein Organismus bei einer derartigen Herabsetzung des Stoffwechsels, wie sie in der Cyste sicher besteht, gegen toxische Einflüsse weniger geschützt ist als die vegetative Form, in der der Stoffwechsel auf voller Höhe steht, ist verständlich.

Hier anschließend seien auch die bis jetzt gewonnenen Resultate der Untersuchung der Parthenogenese kurz mitgeteilt. Über den auslösenden Faktor konnte noch keinerlei Klarheit gewonnen werden (mit Ausnahme der oben erwähnten Störung der progamen Teilung); in manchen Kulturen treten Parthenogenesen in Prozentsätzen bis zu 80 Proz. auf, ohne daß irgendein Agens dafür verantwortlich gemacht werden kann. Die parthenogenetischen Cysten zeigen den normalen gegenüber eine bedeutend erhöhte Hinfälligkeit, da 20—50 Proz. von ihnen innerhalb 1—2 Wochen nach Beginn der Pädogamie degenerieren; von den restlichen ist auch nur höchstens die Hälfte keimfähig. Die aus parthenogenetischen Cysten geschlüpften Tiere sind ebenfalls viel empfindlicher als gewöhnliche Keimlinge; gelingt die Aufzucht, so erreichen die Tiere bald normale Größe und unterscheiden sich weder in ihrer Teilungsrate noch in ihrer Reaktion auf die die Copulation auslösenden Be-

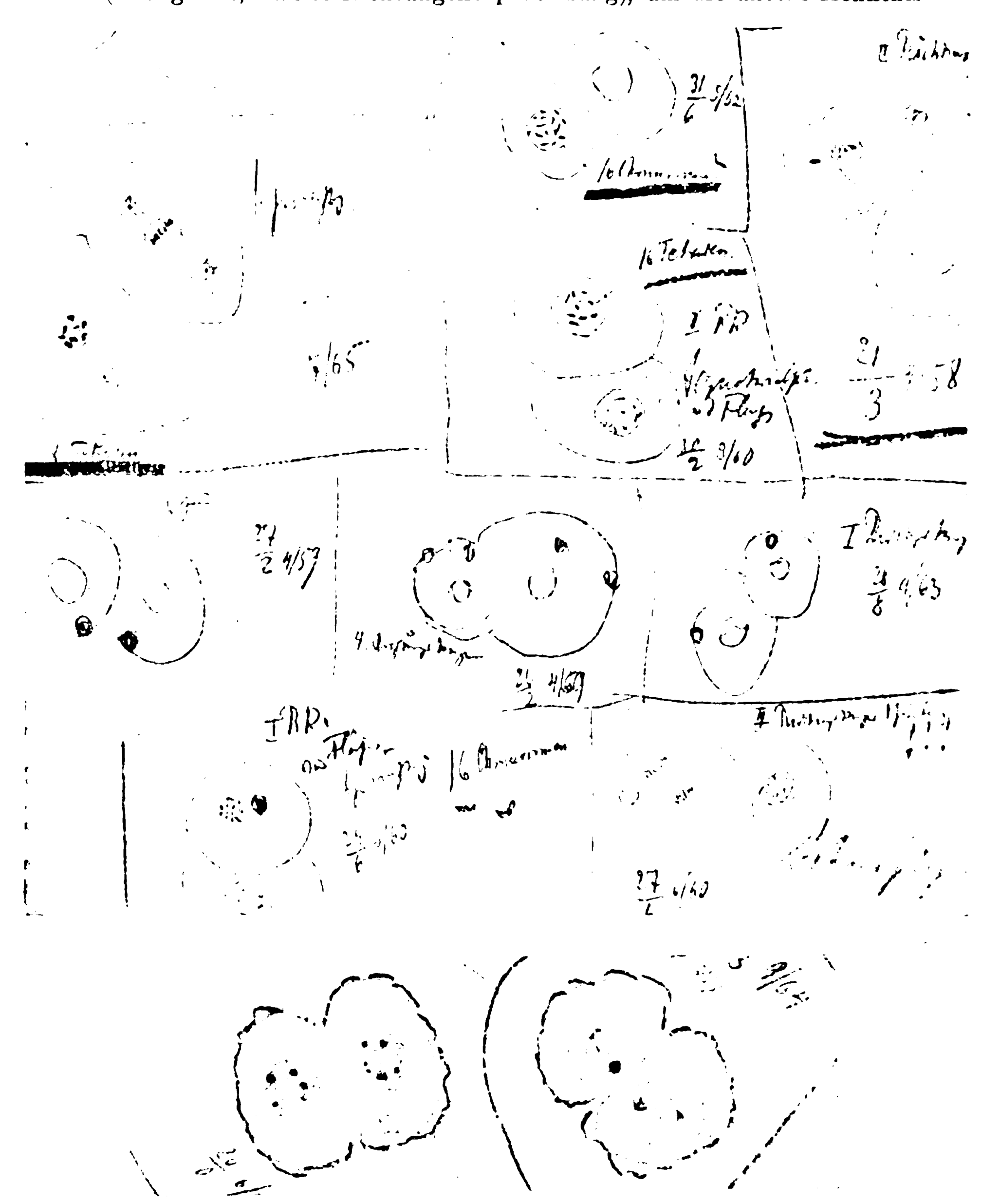
dingungen von normalen Individuen; **die Pädogamie verläuft völlig normal wie bei diesen und liefert keimfähige Zygoten.** Zieht man die Abkömmlinge jeder Cyste einer Parthenogenese (man kann diese auch, ohne ihre Entstehung verfolgt zu haben, mit Sicherheit daran erkennen, daß innerhalb einer runden Gallerthülle zwei kleine Cysten liegen: Textfig. H'), so zeigen sie untereinander außer einer gelegentlich vorkommenden verschieden großen Hinfälligkeit keinerlei Unterschiede. Die Chromosomenverhältnisse konnte ich noch nicht genau untersuchen; es hat den Anschein, als ob Chromosomenzahlen unter der Diploidzahl vorkämen, jedoch scheint in den meisten Fällen eine Aufregulierung der haploiden Zahl auf die diploide stattzufinden; durchwegs haploide Stämme wurden bis jetzt nicht gefunden. Wie und wann die Regulierung der Chromosomenzahl erfolgt, konnte auch noch nicht festgestellt werden; wahrscheinlich geschieht dies erst nach der Keimung, da Präparate von Kulturen, die starke Tendenz zur Parthenogenese zeigen, keinerlei Anhaltspunkte für das Vorkommen von Vorgängen, wie sie bei diploider Parthenogenese mancher Metazoen vorkommen (Unterbleiben der Pseudoreduktion, Verschmelzung des Vorkerns mit dem Richtungskörper) lieferten. Die Gameten, die sich parthenogenetisch encystierten, hatten beide Richtungskörper normal gebildelt. Weitere Untersuchungen dieser Verhältnisse sind im Gange.

7. Anhang.

Die vorangegangene Darstellung hat in vielen Punkten die erste Schilderung all dieser Vorgänge, die wir FRITZ SCHAUDINN verdanken, korrigieren müssen. Und angesichts der von vielen Seiten hervortretenden Tendenz, die Arbeitsweise SCHAUDINN's durch steten Hinweis auf diejenigen seiner Ergebnisse, die sich seither als falsch herausgestellt haben, wo nicht zu diskreditieren, so doch SCHAUDINN's Bedeutung möglichst herabzumindern, glaube ich im folgenden auch die *Actinophrys*-Untersuchungen von SCHAUDINN ins rechte Licht setzen zu müssen. Die *Actinophrys*-Arbeit von 1896 war eine vorläufige Mitteilung, doch hat sich SCHAUDINN auch später mit dem Thema beschäftigt, wie die von ihm hinterlassenen Skizzen [1]), von denen ein Teil (etwa $^1/_{10}$) auf Textfig. K' in Faksimile wiedergegeben ist, beweisen.

[1]) Ich erhielt die Skizzen durch Prof. HARTMANN, dem sie nach dem Tode SCHAUDINN's von dessen Gattin übergeben worden waren.

Aus diesen Skizzen geht hervor, daß nicht nur alle Punkte (Pädogamie, zweite Richtungskörperbildung), um die unsere Kenntnis



Textfig. K'. Einige Figuren aus den SCHAUDINN'schen Skizzen von *Actinophrys*. Facsimile, nat. Gr.

der Befruchtung von *Actinophrys* nach SCHAUDINN durch KEYSSELITZ, DISTASO und v. PROWAZEK vermehrt wurde, ihm bereits bekannt waren, sondern daß er auch noch mehr gesehen hat als die oben genannten Forscher (Synapsisstadien, Diakinese). Zur richtigen Einschätzung der Arbeitsweise nicht nur SCHAUDINN's, sondern auch seiner Nachfolger (abgesehen von DISTASO) möchte ich auch noch den Grund angeben, aus dem meiner Ansicht nach die Details nicht in dem in meiner Darstellung erreichten Genauigkeitsgrade von diesen Forschern ermittelt wurden. Daß einerseits jede Untersuchung von Vorgängen, die auf vorangegangene Forschungen aufbaut, mehr zutage fördert, als diese, zumal wenn ihr ein viel größeres Vergleichsmaterial (in diesem Fall die ganzen Fortschritte der Metazoencytologie seit 1896) als Anregung zur Verfügung steht, ist selbstverständlich. Andererseits sind aber manche Stadien (Bukettstadien, Strepsinem, Interkinese) von einer (wie viele Demonstrationen bewiesen haben) derartig sinnfälligen Deutlichkeit, daß man sich fragen muß; wie konnten diese Stadien übersehen werden? Die Erklärung ist folgende: SCHAUDINN, DISTASO, KEYSSELITZ und v. PROWAZEK haben an Material gearbeitet, welches sie aus dem Freien gefischt und irgendwie auf beschränkte Zeit im Laboratorium am Leben erhalten haben; während ich *Actinophrys* kultiviert habe. Schon durch die unbegrenzte Menge von Material, welches dabei zur Verfügung steht, ist letztere Methode der anderen überlegen; bei *Actinophrys* erhöht sich diese Überlegenheit noch dadurch, daß die Befruchtungsstadien sehr leicht zu allen möglichen Zeitpunkten degenerieren oder abnorm verlaufen. Dies ist, wie ich selbst erfahren habe, in jeder Rohkultur aus dem Freien in verschiedenen Prozentsätzen stets der Fall, und kann bei manchen (offenbar bereits vorher geschädigten, s. meine vorl. Mitt.) Stämmen auch durch die Kultivierung nicht behoben werden.

Literaturverzeichnis.

A. Literatur über *Actinophrys* und Verw.

1) Belař, K. (1921): Untersuchungen über den Formwechsel von Actinophrys sol. (Vorl. Mitt.) Biol. Centralbl. Bd. 41.
2) Carter, K. I. (1865): On freshwater Rhizopoda of England and India. Ann. u. Mag. Nat. Hist. Vol. 15.
3) Claparède, E. (1855): Über Actinophrys Eichhornii. Arch. f. Anat. und Phys. 1854 und Ann. a. Mag. Nat. Hist. Vol. 2 1855.
4) Distaso, A. (1908): Sui processi vegetativi e sull'incistidamento di Actinophrys sol. Arch. f. Protistenk. Bd. 12.
5) Ehrenberg, Ch. G. D. (1838): Infusorien als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.
6) Greeff, R. (1867): Über Actinophrys Eichhornii und einen neuen Süßwasserrhizopoden. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 3.
7) — (1871): Über die Actinophryen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. Bonn, Jahrg. 28
8) Grenacher, H. (1868): Über Actinophrys sol. Verhandl. d. Phys. Med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 1.
9) Gruber, A. (1883): Actinophrys. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.
10) Hertwig, R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhornii. Sitz.-Ber. d. kgl. bayr. Akad. Wiss. Kl. II. Bd. 19.
11) Keysselitz, G. (1908): Studien über Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.
12) Köllicker, A. (1849): Das Sonnentierchen Actinophrys sol. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1.
13) Leidy, I. (1879): Freshwater Rhizopods of North America. Rep. U. S. Geol. Survey of the Territ. Vol. 12.
14) Prowazek, S v.: (1913): Studien zur Biologie der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 31.
15) Schaudinn, F. (1896): Über die Copulation von Actinophrys sol Ehrbg. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. Wiss. Berlin und: Schaudinn, ges. Arbeiten, L. Voß. Hamburg 1911.
16) Schneider, Aimé (1887): Monobia confluens, nouvelle monère. Arch. Zool. exp. gen. T. 7.
17) Sondheim, M. (1916): Über Actinophrys oculata Stein. Arch. f. Protistenk. Bd. 36.
18) Stein, Fr. (1854): Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854.
19) Weston, I. (1856): On the Actinophrys sol. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 4.

B. Sonstige Literatur.

1) Arndt, A. (1921): Bemerkungen über die Systematik der Amöben und über das Vorkommen extranucleärer Centren bei Hartmannellen und verwandten Formen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 26. Jahresvers., Berlin 1921.
2) Belař, K. (1921): Protozoenstudien III. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
3) — (1921): Untersuchungen über Thecamöben der Chlamydophrysgruppe. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.



4) Buchner, P. (1910): Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Arch. f. Zellforsch. Bd 5.
5) Bütschli, O. (1882): Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. 5.
6) Chambers, R. (1921): The formation of the aster in artificial parthenogenesis. Journ. gen. Phys. Vol. 4. (Daselbst weitere Literatur über Protoplasmaviskosität.)
7) Collin, B. (1909): La conjugation d'Anoplophyra branchiarum Stein. Arch. Arch. zool. exp. gen. T. 61.
8) Dobell, C. C. and A. P. Jameson (1917): The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc. London Ser. B. Vol. 89.
9) Gelei, J. (1921): Weitere Studien über die Oogenese des Dendrocoelum lacteum. II.: Die Längsconjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 16.
10) Gläser, H. (1912): Über Kernteilung, Encystierung und Reifung von Amoeba mira n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 27.
11) Hartmann, M. (1918): Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Naturwissenschaften, Jahrg. 6 H. 24/25.
12) — (1921): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (Volvocales). III. Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans. Experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
13) — (1921): Praktikum der Protozoologie. 4. Aufl. Jena, G. Fischer.
14) Hegner, R. W. (1920): The relations between nuclear number, chromatin mass, cytoplasmic mass and shell characteristics in four species of the genus Arcella. Journ. of exp. Zool. Vol. 30.
15) Heilbrunn, L. V. (1921): Protoplasmic viscosity changes during mitosis. Journ. exp. Zool. Vol. 34. (Daselbst weitere Literatur über Protoplasmaviskosität.)
16) Jollos, V. (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Varietät und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
17) Koltzoff, N. K. (1911): Weitere Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellinenstiels. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
18) Kühn, A. (1920): Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. I. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 46.
19) Nöller, W. (1922): Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Tiere. I. Teil. Berlin, R. Schoetz.
20) Prandtl, H. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
21) Prowazek-Jollos (1922): Taschenbuch der mikroskopischen Technik der Protistenuntersuchung. 3. Aufl. Leipzig, J. A. Barth.
22) Reichenow, E. (1921): Die Hämococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und I. Teil: Die Entwicklungsgeschichte von Caryolysus. Arch. f. Protistenk. Bd. 42.
23) Rhumbler, L. (1899): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. II. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungscentren der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 9.
24) Schaudinn, F. (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.
25) Schreiner, A. u. K. E. (1906): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Arch. de Biol. T. 22.

26) TISCHLER, G. (1922): Allgemeine Pflanzencaryologie. Handb. d. Pflanzenanatomie Bd. 1 Lief. 2, 3. Berlin, Gebr. Bornträger.
27) VEJDOVSKY, F. u. A. MRÁZEK (1903): Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 62.

Tafelerklärung.

Alle Figuren (Taf. 10 ausgenommen) sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches entworfen. Objektiv: ZEISS hom. Immers. 2 mm, n. A. 1,4, kombiniert mit den Comp. Oc. 4, 8 und 12.

Tafel 1. Vegetative Stadien.

Fig. 1. Mittelgroßes Individuum aus Knop 0,05-*Chlorogonium*-Kultur, lebend; links pulsierende Vakuole. Lähmung der Flagellaten. Vergr. 550 fach.

Fig. 2—6 nach 5 μ Paraffinschnitten von FLEMMING-Material; Eisenhämatoxylin. Vergr. 1350 fach.

Fig. 2. Mittelgroßes Individuum aus Knop 0,5-*Chlorogonium*-Kultur. Links ein vor kurzem gefressenes *Chlorogonium*.

Fig. 3. Mittelgroßes Individuum aus Knop 0,05-*Gonium*-Kultur. Links oben zwei soeben gefressene *Gonium*-Zellen, rechts oben Nahrungsreste.

Fig. 4. Soeben aus einer Zygote geschlüpftes Individuum, 15 Stunden nach Knop 0,01-Behandlung der Kultur fixiert. Man vergleiche die Größenunterschiede der Fig. 2—4.

Fig. 5. Teilungsstadium (Knop 0,05-*Chlorogonium*-Kultur).

Fig. 6. Endstadium der Teilung (Knop 0,05-*Gonium*-Kultur). Links oben pulsierende Vakuole.

Tafel 2. Vegetative Mitose.

Alles 5 μ Paraffinschnitte von Material aus Knop 0,05-*Gonium*-Kulturen. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1900 fach.

Fig. 7. Ruhekern. Flemming.

Fig. 8. Feines Spirem. Erstes Auftreten der Polkappen. Flemming.

Fig. 9. Mittlere Prophase. Flemming.

Fig. 10. Späte Prophase, Umordnung der Nucleolarsubstanz. Hermann.

Fig. 11. Junge Spindel, Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte. Bouin.

Fig. 12. Metaphase. Hermann.

Fig. 13. Erste Anfänge der Anaphase, Spindelstruktur. Flemming.

Fig. 14. Anaphase, Verklumpung der Chromosomen. Flemming.

Fig. 15. Telophase, Bildung der sekundären Tochterplatten. Bouin.

Fig. 16. Telophase, Auflösung der Kernmembran, kleiner Restkörper. Bouin.

Fig. 17. Telophase, Auflockerung des Kernes, Rückbildung der Polkappen; kleiner Restkörper (ein ebensolcher liegt an genau entsprechender Stelle in der nicht gezeichneten anderen Hälfte der Zelle). Bouin.

Fig. 18. Nahezu vollendete Rekonstruktion des Tochterkernes. Flemming.



Tafel 3.

Mikrophotogramme nach dem Leben. Vergrößerung durchwegs 100 fach.

Fig. 19. Soeben geschlüpfte Individuen (Kultur A II F 7/1).

Fig. 20. Vegetative Individuen aus Knop 0,05-*Gonium*-Kultur.

Fig. 21. Junge Knop 0,01-*Chlorogonium*-Kultur im hohlgeschliffenen Objektträger. (Stamm A I.)

Fig. 22—27 in der Kulturschale photographiert (verschiedene Knop 0,05-*Gonium*-Kulturen).

Fig. 22. 8 Tage nach Anlage der Kultur. Sistierung der Nahrungsaufnahme. In der Mitte Fäkalmassen. (Kultur A II F 6/23).

Fig. 23. 9 Tage n. A. d. Kultur. Beginn der Fettbildung und der progamen Teilung. In der Mitte und am unteren Rand zwei Fäkalmassen. (A II 115.)

Fig. 24. 9 Tage n. A. d. Kultur. Progame Teilung und Synapsis. In der Mitte zwei Plasmogamien. (A II F 6/27.)

Fig. 25. 10 Tage n. A. d. Kultur. Zweite Reifungsteilung und Copulation. (A II F 1/80.)

Fig. 26. 21 Tage n. A. d. Kultur. Fertige Zygoten, am linken Rande oben zwei Parthenogenesen. (A II F 1/25.)

Fig. 27. 15 Tage n. A. d. Kultur. Soeben geschlüpfte F 7-Tiere. (A II F 6/18.) In der Mitte zwei große Fäkalmassen, links oben leere Cystenhüllen.

Tafel 4.

Zwölf aufeinanderfolgende Stadien der Befruchtungsvorgänge. Knop 0,05-*Gonium*-Kulturen. Flemming, 5 μ Paraffinschnitte, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1350 fach.

Fig. 28. Rückbildung der Axopodien und Achsenstäbe.

Fig. 29. Telophase der progamen Teilung, Vermehrung der Fetttropfen, Beginn der Gallertausscheidung.

Fig. 30. Präsynaptisches Stadium. Äquatorialfurche der progamen Teilung.

Fig. 31. Bukettstadium.

Fig. 32. Vor der Reduktionsteilung, linker (♀) Gamet im Strepsinemstadium, rechter (♂) im Übergang zur Diakinese.

Fig. 33. Reduktions(1. Reifungs-)teilung. Im linken (♀) Gameten unten pulsierende Vakuole sichtbar.

Fig. 34. Interkinese; linker Gamet kurz nach der Telophase der Reduktionsteilung, rechter weiter vorgeschritten. Bildung des I. Richtungskörpers.

Fig. 35. Äquations(2. Reifungs-)teilung.

Fig. 36. Bildung der Vorkerne und des II. Richtungskörpers. Pulsierende Vakuolen am unteren Rand.

Fig. 37. Copulation. Im ♀ Gameten links unten beide Richtungskörper noch eben sichtbar.

Fig. 38. Junge Zygote vor der Caryogamie.

Fig. 39. Fertig ausgebildete Cyste.

Tafel 5. Progame Mitose.

Alles 5 μ Paraffinschnitte von Material aus Knop 0,05-*Gonium*-Kulturen. Flemming (ausgenommen Fig. 40, 42 u. 50), Eisenhämatoxylin. Vergr. 1900 fach.

Fig. 40. Ruhekern; Spuren der resorbierten Achsenstäbe sichtbar. Hermann.

Fig. 41. Frühe Prophase.



Fig. 42. Späte Prophase. Links oben am Kern eine Polkappe undeutlich sichtbar. Hermann.

Fig. 43. Metaphase mit Chromosomenspaltung.

Fig. 44. Frühe Anaphase.

Fig. 45. Telophase.

Fig. 46. Desgl. Zwei kleine Restkörper.

Fig. 47. Rekonstruktion der Tochterkerne. Zwei unscheinbare Restkörper.

Von Fig. 48 ab nur je ein Gametenkern gezeichnet.

Fig. 48. Vorgeschrittene Auflockerung des Gametenkernes. Zusammenfluß der Nucleolarsubstanz.

Fig. 49. Kurz vor Beginn der Synapsis.

Fig. 50. Anfangsstadium der Synapsis. Bildung der Nucleolen. Hermann.

Fig. 51. Desgl. Weiter vorgeschrittene Trennung der Gameten. Auftreten des Archoplasmas. (Infolge zu kurzer Osmiumeinwirkung sind die Fetttropfen aufgelöst worden.)

Tafel 6.

Synapsis, Strepsinem und Diakinese. Nur je ein Gamet gezeichnet.

Knop 0,05-*Gonium*-Kultur. Hermann (mit Ausnahme der Fig. 55, 57, 61, 63, 67 u. 68). 5 μ Paraffinschnitte. Eisenhämatoxylin.

Fig. 52 u. 53. Bukettstadien vor und während der Chromosomenconjugation. Gameten noch nicht völlig voneinander getrennt.

Fig. 54. Chromosomenconjugation teilweise vollendet.

Fig. 55. Bukettstadium nach der Chromosomenconjugation. Flemming.

Fig. 56. Desgl. Höhepunkt der Archoplasmaausbildung.

Fig. 57. Pseudocentriol im Archoplasma. Bouin.

Fig. 58. Übergang zum Pachytän, Auflösung des Buketts, Rückbildung des Archoplasmas.

Fig. 59. Desgl. Resorption der großen Nucleolen und Neuauftreten der peripheren Nucleolargranula.

Fig. 60. Pachytän; gleichförmige apolare Anordnung der Chromosomen.

Fig. 61. Desgl. Flemming. (Lösung der Fetttropfen infolge zu kurzer Fixierungsdauer.)

Fig. 62. Junges Strepsinemstadium.

Fig. 63. Desgl. Durch Säurefuchsin stark rot gefärbte Schicht um den Kern (Archoplasma?). Bouin.

Fig. 64. Höhepunkt des Strepsinemstadiums.

Fig. 65 u. 66. Strepsinem. „Kontraktion“ der Doppelchromosomen. Bei Fig. 65 rechts oben an der Einbuchtung des Kernes die erste Anlage einer Polkappe sichtbar.

Fig. 67 u. 68. Diakinese. Conjugationsspalt nur an zwei Chromosomen sichtbar. Auftreten der Polkappen (mit Säurefuchsin rot gefärbt), in jeder ein Pseudocentrosom sichtbar. Bouin.

Fig. 69. Diakinese, kurz vor der ersten Reifungsteilung.



Tafel 7.

Reduktionsteilung und Interkinese. Nur je ein Gamet gezeichnet.
Knop 0,05-*Gonium*-Kulturen, 5 μ Paraffinschnitte, Eisenhämatoxylin.
Vergr. 1900 fach.

Fig. 70. Diakinese. Beide Polkappen fertig ausgebildet mit Pseudocentriolen. Bouin, Säurefuchsinnachfärbung.

Fig. 71. Junge Spindel. Abwanderung der Nucleolarsubstanz von den Polplatten zum Äquator. Bouin, Säurefuchsinfärbung.

Fig. 72. Bildung der Äquatorialplatte. Bouin, Säurefuchsinfärbung.

Fig. 73. Metaphase. Flemming. (Fett gelöst.)

Fig. 74. Desgl. kurz vor der Trennung der Chromosomen, „Zugfaserzipfel" der Chromosomen. Hermann.

Fig. 75. Beginnende Anaphase. Bouin.

Fig. 76. Desgl. Zipfelbildung. Hermann.

Fig. 77. Vorgeschrittene Anaphase; die zusammengehörigen Tochterchromosomen sind deutlich kenntlich. Flemming. (Fett gelöst.)

Fig. 78. Späte Anaphase. Hermann.

Fig. 79. Beginn der Telophase. Flemming. (Fett gelöst).

Fig. 80. Telophase mit ausgeprägter Heteropolie; diese und die folgenden Figuren sind mit dem ersten Richtungskörper nach unten orientiert. Flemming.

Fig. 81. Telophase. Auflösung der Kernmembran, Auflockerung des Gametenkernes, Pyknose des ersten Richtungskörpers. „Einschnürung" des Entoplasmas. Hermann.

Fig. 82 u. 83. Erster Anfang der Interkinese. Hermann.

Fig. 84 u. 85. Interkinese. Ausbildung der Chromosomenkreuze; plötzliche Abnahme der Distanz zwischen Gametenkern und 1. Richtungskörper. Vakuolenbildung um den letzteren. Hermann.

Fig. 86. Interkinese. Höhepunkt der Ausbildung der Chromosomenkreuze. Hermann.

Fig. 87. Interkinese. Kontraktion der Kreuzbalken. Auftreten der Polkappen.

Tafel 8. **Äquationsteilung, Vorkernbildung und Caryogamie.**

Bis Fig. 101 nur je ein Gamet gezeichnet; von da ab Zygoten.
Knop 0,05-*Gonium*-Kulturen, 5 μ Paraffinschnitte, Eisenhämatoxylin.

Fig. 88. Übergang von der Interkinese zur II. Reifungsteilung; Polkappen völlig ausgebildet, an den oberen ein Pseudocentriol sichtbar. Bouin. Säurefuchsinnachfärbung.

Fig. 89. Junge Spindel; Umordnung der Alveolen zu parallelen Reihen, im Äquator noch nicht durchgeführt. Maximale Verkürzung der Kreuzchen. Hermann.

Fig. 90. Junge Spindel; Parallellagerung der Kreuzchenhälften. Hermann.

Fig. 91. Metaphase, kurz vor der Anaphase. Hermann.

Fig. 92. Anaphase; die zueinander gehörigen Spalthälften noch kenntlich. Hermann.

Fig. 93. Vorgeschrittene Anaphase. Flemming. (Fett gelöst.)

Fig. 94. Beginn der Telophase. Hermann.

Fig. 95. Telophase. Bildung des II. Richtungskörpers, Auflösung der Kernmembran. Rechts unten in der Vakuole der I. Richtungskörper. Hermann.



Die folgenden Figuren mit dem II. Richtungskörper nach unten orientiert.

Fig. 96 u. 97. Beginn der Chromosomenausbildung im Vorkern. Hermann.

Fig. 98. Höhepunkt der Chromosomenausbildung. Hermann.

Fig. 99. Gleichmäßige Verlängerung und Verteilung der Chromosomen. Hermann.

Fig. 100 u. 101. Allmähliche Auflösung der Chromosomen unter Brückenbildung. In Fig. 101 hat die Copulation bereits begonnen. Hermann.

Fig. 102. Junge Zygote. Vorkerne kurz vor der Caryogamie. Hermann.

Fig. 103. Junge Zygote. Caryogamie. Flemming. (Fett gelöst.)

Fig. 104. Junge Zygote, kurz nach Caryogamie. Hermann.

Fig. 105. Ältere Zygote. Membranen noch nicht völlig ausgebildet; Ectocyste dünn, Entocyste noch nicht vorhanden. Hermann.

16 neue oder wenig bekannte marine Infusorien.

Von
Karl Mansfeld,
Zoologisches Institut der Universität Berlin.

(Hierzu 16 Textfiguren.)

Während die Ciliaten des Süßwassers wohl zum allergrößten Teil bekannt sein dürften, stößt man bei der Beschäftigung mit den Infusorien des Meeres immer wieder auf Tiere, die in der Literatur noch gar nicht oder nur sehr unvollständig beschrieben sind. Besonders die kleinen Formen unter 30 μ sind bis jetzt so gut wie gar nicht untersucht und es bietet sich dem Beobachter eine große Fülle verschiedenster neuer Arten, deren Studium die aufgewendete Mühe reichlich lohnt. Meine Arbeit auf diesem Gebiet begann ich im Frühjahr 1921 im Zoologischen Institut der Universität Berlin. In der Hauptsache benutzte ich dazu Wasser- und Schlammproben aus dem Seewasserbehälter des Berliner Aquariums. Wo ich bei den Tieren ihre Herkunft nicht besonders erwähne, stammen sie von dort. Es läßt sich in diesem Falle über das freie Vorkommen nichts Bestimmtes sagen, denn das Wasser des Aquariums ist aus der Nordsee und dem Mittelmeer gemischt. Außerdem hatte ich Gelegenheit, Schlamm und Algen einer Tiersendung aus der Adria zu bekommen, und erhielt endlich ein großes Glas mit Infusorien von Helgoland.

Im folgenden bringe ich im wesentlichen die äußere Morphologie der Ciliaten, ihre Nahrungsaufnahme und Bewegung, soweit sie bei den veränderten Verhältnissen im freien Tropfen oder unter dem

Deckglas zu beobachten sind. Es handelt sich oftmals um Arten, die nur ganz vereinzelt in ihrem Kulturglase auftraten und meist nur kurze Zeit am Leben zu erhalten waren. Teilungsvorgänge, die zu ihrem Studium immer längerer Beobachtung bedürfen, habe ich deshalb nicht berücksichtigt. Eine Anzahl beobachteter neuer Tiere kann ich nicht mit aufführen, weil ich sie nur ganz wenige Male zu Gesicht bekam und ihre Organisation dabei nicht einwandfrei habe erkennen können. Es wurden die Beobachtungen durchweg am lebenden Objekt gemacht, da bei der Konservierung fast immer völlige Deformation eintritt. Um die vielfach sehr schnelle Bewegung der Tiere zu hemmen, hat sich besonders gut das Absaugen des Wassers mittels Fließpapiers unter dem Deckglas bewährt. Man muß dabei nur recht vorsichtig zu Werke gehen, denn viele zarte Formen haben die Neigung, schon bei leichtem Deckglasdruck teilweise oder ganz zu zerfließen. Zur Fixierung des Plasmas genügt in den meisten Fällen Formol, bei empfindlichen Exemplaren der Dampf einer einprozentigen Osmiumsäurelösung. Die Kernfärbung gelang immer mit Alaunkarmin oder Methylgrün-Essigsäure. Zur Orientierung über die schon bekannten Ciliaten benutzte ich die Literaturangaben von BÜTSCHLI in BRONN's großem Tierwerk, ferner die von CL. HAMBURGER und W. v. BUDDENBROCK in der Arbeit über marine Ciliaten im „Nordischen Plankton" und endlich für die neueste Zeit das Verzeichnis der Arbeiten im „Zoologischen Anzeiger".

Herrn Geheimrat HEIDER möchte ich noch meinen Dank aussprechen, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut und seine Anteilnahme an der Arbeit. Besonders verpflichtet bin ich Herrn Professor v. BUDDENBROCK, der das Thema stellte, mir gelegentlich der Kontrolle meiner Beobachtungen manche wertvolle Anregung gab und den Fortgang meiner Arbeit in jeder Weise förderte. Zu danken habe ich ferner den Herren Prof. SCHULZE und Prof. PAPPENHEIM für liebenswürdige Auskünfte wissenschaftlicher Art.

Urotricha marina nov. spec.

(Fig. 1.)

In einem Kulturglase aus dem Berliner Aquarium fand sich in großer Zahl ein kleines Infusor, das zu der Gattung *Urotricha* zu stellen ist. Das Tier ist 25—30 μ lang und 13—16 μ breit.

Es ist nicht kontraktil; die Pellicula ist aber so nachgiebig, daß es sich zwischen Hindernissen unter vorübergehender Deformierung des Körpers leicht hindurch winden kann. Der Körper ist ein vorn und hinten schwach zugespitztes Ellipsoid und trägt am Ende einen Schwanzfaden von halber Körperlänge. Die terminale Mundöffnung setzt sich in einen röhrenförmigen Schlund fort, der sich nach hinten verengt. Ein Stäbchenapparat ist nicht wahrzunehmen. In der Seitenansicht zählt man jederseits elf Längsstreifen, die die Cilien tragen. Diese stehen auf Papillen, welche im optischen Durchschnitt als Halbkugeln erscheinen. Um die Mundöffnung stehen die Wimpern dichter und sind auch etwas länger.

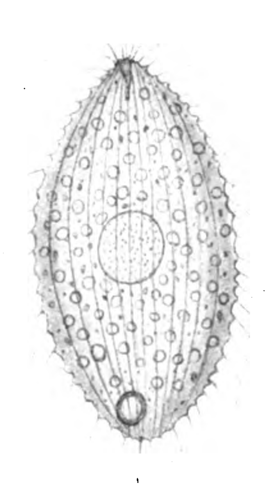


Fig. 1. *Urotricha marina.*

Die dünne Ectoplasmaschicht ist hyalin. Im Entoplasma liegen in geringer Zahl dunkel erscheinende Körnchen unregelmäßiger Gestalt. Mitunter ist es ganz erfüllt von kleinen kugligen Einschlüssen, die einen bläulichen Schimmer haben. In der Körpermitte liegt der runde Macronucleus mit einem Durchmesser von 5 μ. Er wird nach der Fixierung mit Formol schon ohne Färbung sichtbar. Die kontraktile Vakuole liegt terminal, etwas seitlich von der Anheftungsstelle des Schwanzfadens. Sie ist im Verhältnis zur Körpergröße recht klein, ihr Durchmesser beträgt nur 2 μ.

Die Bewegung des Tieres ist die aller ähnlich gebauten Infusorien. Sie besteht in raschem Vorwärtsschwimmen unter Drehung um die Längsachse. Dabei wird unter steuerähnlichem Ausschlagen der Schwanzborste die Richtung oft gewechselt. Zeitweise verharrt das Tier in völliger Ruhe, wobei alle Cilien unbewegt sind.

Urotricha marina steht im System in der Familie *Enchelina* Stein der *Urotricha farcta* Claparède und Lachmann am nächsten. Von dieser gibt Schewiakoff in den „Beiträgen zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten" (21) eine ganz genaue Beschreibung. Schon in der Gestalt ist *Urotricha furcta* durch seinen hinten abgerundeten Körper zu unterscheiden. Ferner stehen die Längsstreifen dichter, und der Ösophagus besitzt einen Stäbchenapparat. Die zweite Art der Gattung, *Urotricha lagenula* Kent (15, 21) weist weitere Unter-

schiede auf in der bedeutenderen Größe, bis 100 μ, den drei bis vier Endborsten und der genau terminalen Vakuole. *Urotricha hexatricha* SAVI (20) aus einem Kratersee bei Neapel kommt äußerlich *Urotricha marina* am nächsten, denn sie besitzt ebenfalls eine ovale Form ohne die hintere Abstutzung. Es ist aber kein Schlund beschrieben, ferner sind sechs kurze Endborsten vorhanden, und der Kern hat eine bohnenförmige Gestalt. Zum Unterschied von diesen drei Süßwasserformen habe ich das Tier *marina* genannt.

Diagnose.

Länge 25—30 μ, Breite 13—16 μ. Körper ellipsoidisch mit schwach zugespitzten Enden. Der terminale Mund mit röhrenförmigem Ösophagus ohne Stäbchenapparat. Cilien an der Mundöffnung dichter und wenig länger, Kern kuglig. Eine kontraktile Vakuole terminal ein wenig seitlich.

Enchelys gracilis nov. spec.

(Fig. 2.)

Eine der ersteren ähnliche Form trat in einer Kultur aus Helgoland auf. Sie ist nur wenig größer, 30—33 μ lang und 12 bis 15 μ breit. Der Körper ist wesentlich schlanker, an beiden Enden abgerundet und in der Mitte etwas ausgebaucht, so daß eine ungefähre Spindelform entsteht. Vorn liegt terminal der Mund in einer kleinen Grube und führt in einen kurzen röhrenförmigen, hinten engeren Ösophagus, an dem sehr undeutlich ein Stäbchenapparat zu erkennen ist. Längsstreifen sind hier in seitlicher Ansicht nur acht vorhanden. Auf ihnen stehen den ganzen Körper umkleidend die Wimpern. In der Nähe der Mundöffnung rücken sie etwas dichter zusammen, sind aber hier nicht länger als die anderen.

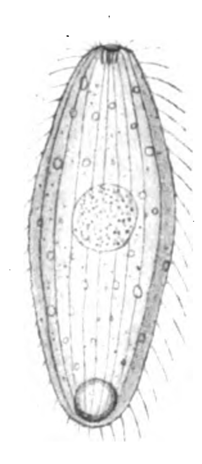


Fig. 2.
Enchelys gracilis.

Das Plasma ist fein gekörnt und enthält dunklere Einschlüsse von unregelmäßiger Gestalt. In der Körpermitte liegt ein kugliger Kern von 4 μ Durchmesser, am Ende genau in der Mitte die kontraktile Vakuole. Der Kern erscheint erst nach Fixierung mit Formol und Färbung mit Alaunkarmin oder Methylgrün-Essigsäure. Es wurden bei diesem Infusor, das sehr

häufig vorkam, 15 Kernuntersuchungen vorgenommen, davon ergaben zwei ein von den anderen abweichendes Bild. Der Kern war hier in eine Reihe kleiner Kugeln aufgelöst, die im Kreise da angeordnet waren, wo regulär der große Kern hätte liegen müssen. Es handelt sich hier möglicherweise um Zerfallserscheinungen oder eine multiple Kernteilung, die ich gern weiter verfolgt hätte. Leider gingen aber alle Tiere schon nach 3 Tagen zugrunde, und damit war der Untersuchung ein vorzeitiges Ende gesetzt. Die Bewegung von *Enchelys gracilis* entspricht der von *Urotricha marina*.

Der halsartig verschmälerte Vorderteil, die Mundöffnung in der Grube und der kurze Schlund sind Merkmale, die in der Familie der *Enchelina* der Gattung *Enchelys* Ehrenberg (2, 7) zukommen. Die übrigen Glieder haben jedoch eine gedrungenere Form, während die neue Art durch das ebenfalls verschmälerte Hinterende ein wesentlich schlankeres Aussehen erhält. Ich gebe ihr deshalb den Speziesnamen *gracilis*.

Diagnose.

30—33 μ lang, 12—15 μ breit. Körper schlank oval mit mittlerer Ausbauchung. Mundöffnung in einer Grube. Ösophagus kurz mit undeutlichem Stäbchenapparat. Cilien überall gleichlang, um die Mundöffnung dichter, auf Längsstreifen, von denen seitlich acht sichtbar sind. Kontraktile Vakuole genau terminal.

Lagynurus pumilio nov. gen., nov. spec.

(Fig. 3.)

Dieses Infusor, das kleinste, das ich im Laufe meiner Arbeit zu Gesicht bekam, erreicht nur eine Länge von 15 μ und eine Breite von 8 μ. Es fanden sich aber auch Exemplare von 10 μ Länge und 6 μ Breite. Der Körper ist kaum kontraktil und sehr formbeständig. Er hat Cylindergestalt und ist am querabgestutzten Vorderende leicht verengt, hinten abgerundet. Das Ende läuft in einen ziemlich dicken Schwanzfaden aus, der am Ende haarfein wird und bis $1^1/_2$ der Körperlänge erreichen kann. Die Mundöffnung liegt vorn und nimmt die ganze Breite des Vorderandes ein. Ein Schlund ist nicht wahrzunehmen. Rings um das Vorderende steht ein Kranz stärkerer und längerer Cilien, ich zähle etwa 12—14. Der ganze übrige Körper ist von zahlreichen kürzeren feinen Wimpern bedeckt, bei denen keine besondere Anordnung zu erkennen ist.

Das glashell erscheinende Plasma zeigt zwei Arten von Einschlüssen: einmal sehr große, rundliche, die wegen ihrer Größe —

der Durchmesser kann bis zur halben Körperlänge betragen — und ihrem grünlich-blauen Schimmer für das Tier charakteristisch sind, und dann kleinere stark lichtbrechende Körnchen, die besonders vorn und hinten angehäuft sind. In der zweiten Körperhälfte liegt der kleine ovoide Kern. Er wird nach Fixierung mit Formol durch Alaunkarmin sichtbar. In seiner Nähe liegt etwas seitlich eine kontraktile Vakuole. *Lagynurus pumilio* trat nur etwa 8 Tage lang in einer Kultur auf, die Algen und Schlamm von einer Tiersendung aus der Adria an das Berliner Aquarium enthielt. Es hielt sich ausschließlich im Schlamm auf, fehlte im darüberstehenden Wasser und am Oberflächenhäutchen. Seine Bewegung ist ein nicht sehr schnelles Schwimmen unter ständiger Umdrehung um die Körperlängsachse, wobei nach kurzem Anhalten die Richtung der Drehung oft wechseln kann. Man hat beim Schwimmen zunächst den Eindruck, als ob nur die Mundwimpern sich bewegen. Diese sind es wohl auch, die ein Hin- und Herpendeln des Vorderendes hervorrufen. Nach dem Festlegen der Tiere unter dem Deckglas ist daneben bei starker Vergrößerung ein langsames Schlagen der übrigen Wimpern zu beobachten. Der Schwanzfaden hat dagegen keine Eigenbewegung, er schleppt stets nach. Langsam vorwärtsschraubend wird so das Wasser geradlinig durchmessen. Stößt das Infusor dabei an ein Hindernis, so hält es an, dreht den Körper etwas seitlich und setzt seinen Weg in der neuen Richtung fort. Es fehlt hier das kurze Rückwärtsschwimmen, das man bei vielen anderen Ciliaten beim Aufstoßen auf ein Hindernis als Schreckreaktion beobachtet. Die systematische Zugehörigkeit des Tieres ist recht unklar. Es dürfte vielleicht in die Nähe der Gattung *Lacrymaria* Ehrenberg (7) zu stellen sein. Die Gestalt aller dieser Infusorien ist vorn verengt und zeigt einen Kranz stärkerer Wimpern dicht hinter der terminalen Mundöffnung. Als nächstverwandte kommt hier die Untergattung *Lagynus* Daday (5) in Frage. Auch sie hat eine breite Mundöffnung ohne Mundzapfen, ist aber stark kontraktil. Die sehr geringe Kontraktilität, die charakteristischen großen kugligen Einschlüsse und endlich der Schwanzfaden sind jedoch so erhebliche

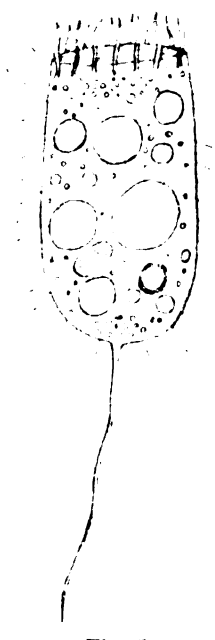


Fig. 3.
Lagynurus pumilio.

Unterschiede der neuen Form, daß sie als eine besondere Untergattung anzusprechen ist. Wegen der Ähnlichkeit mit *Lagynus* und des Besitzes eines Schwanzfadens nenne ich die neue Untergattung *Lagynurus* und gebe dem Tier zum Unterschied von den sonst bedeutend größeren Verwandten den Artnamen *pumilio*, der Zwerg.

Diagnose.

Sehr kleine Form, bis 15 μ lang und 8 μ breit. Körper cylindrisch, vorn wenig verengt und flach abgestutzt, hinten abgerundet und in einen Schwanzfaden ausgehend, der nicht bewegt wird. Mundöffnung weit, ohne Mundzapfen und Schlund. Plasma mit großen kugligen, blaugrünen Einschlüssen. Kern elliptisch in der hinteren Körperhälfte. Kontraktile Vakuole seitlich terminal.

Placus sulcatus nov. spec.

(Fig. 4 a, b.)

Diese Art aus dem Berliner Aquarium ist 50 μ lang und halb so breit. Der Körper ist seitlich zusammengedrückt, vorn und hinten

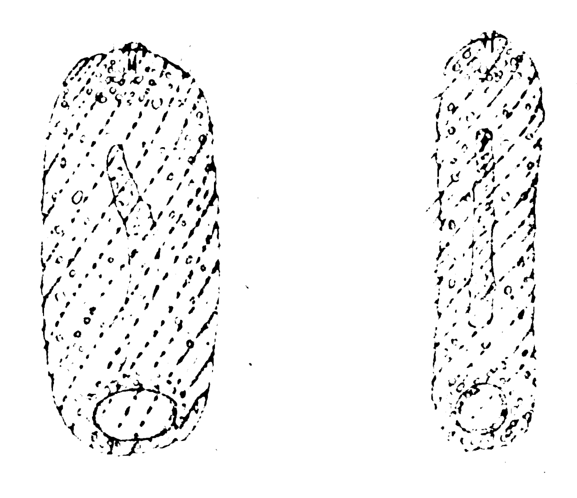


Fig. 4. *Placus sulcatus.* a Flächenansicht, b Seitenansicht.

breit abgerundet. Von der Breitseite gesehen ist das Tier vorn und hinten leicht verengt, von der Schmalseite aus betrachtet nach der Mitte zu etwas eingezogen. Die Mundöffnung liegt in der Mitte des Vorderendes auf einem kurzen Zäpfchen, sie hat nur einen

Durchmesser von 2—3 μ und führt in einen kurzen Ösophagus. Der Körper ist vollständig bewimpert. Die Cilien sind in Reihen angeordnet, die schräg zur Längsachse verlaufen und den Körper in Schraubenlinien umziehen. Von diesen Reihen ist jede zweite in eine Furche versenkt. Es sind 15 solcher Furchen vorhanden, die auf der Breitseite von rechts oben nach links unten ziehen. Im Umriß des Körpers erscheinen sie als feine Kerbe. Zwischen je zwei Furchen verläuft dann ein schwacher dunkler Streifen, der ebenfalls mit Wimpern besetzt ist, deren Basalkörnchen die dunkle perlschnurartige Linie bilden.

Das Plasma ist sehr durchsichtig und zeigt einen blaugrünen Schimmer, den ich überhaupt bei vielen kleinen Infusorien beobachtet habe. Es enthält kleine kuglige Einschlüsse, die sich besonders am Vorder- und Hinterende häufen. Die Pellicula ist sehr stark, fast panzerartig entwickelt. Nach der Fixierung mit Formol bleibt dadurch die Form des Tieres erhalten, so daß alle Einzelheiten bequem zu studieren sind. Der Kern erscheint nach der Färbung mit Alaunkarmin. Er ist länglich gestreckt, von einer Länge bis 30 μ. In der Ebene der Breitseite biegt er mit der vorderen Hälfte von der Längsachse im spitzen Winkel ab. Die Schmalansicht zeigt ihn dagegen ziemlich genau in der Mittelachse als länglichen Stab mit nicht ganz geraden Konturen. Am Hinderende liegt eine kontraktile Vakuole, die in ihrer größten Entwicklung elliptisch ist und terminal entleert wird.

Die Bewegung von *Placus sulcatus* ist ein rastloses Umherschwimmen im freien Wasser, wobei sich der Körper um seine Längsachse dreht, so daß abwechselnd die breite und die schmale Fläche zu sehen sind. Zur genaueren Beobachtung muß man unter dem Deckglas soviel Wasser absaugen, daß das Tier etwas gepreßt wird und still liegt. Diese Erleichterung der Untersuchung kann man sich in diesem Falle unbedenklich gestatten, denn die feste Pellicula verhindert ein Zerfließen des Körpers.

Die einzige bisher beschriebene Art der Gattung *Placus* ist *Placus striatus*, wie ihn Cohn (4) und Entz (8) beschrieben haben. Gourret und Roeser (10) fanden im Hafen von Marseille einen Ciliaten, den sie für *Pl. striatus* hielten, der sich aber durch den seitlichen Mund und schon äußerlich durch die nierenförmige Gestalt und die Borste am Hinderende unterscheidet. Es wird bei nochmaliger Auffindung und genauer Untersuchung nötig sein, diese Art im System an anderer Stelle unterzubringen. Von der Fläche gesehen ist *Pl. striatus* oval und der Kern kuglig. Die anderen Ab-

weichungen sind möglicherweise auf eine optische Täuschung zurückzuführen. Man erhält nun ein ebensolches Bild bei *Pl. sulcatus*, wenn man etwa auf die Körpermitte einstellt, so daß die Streifung der Hinterseite durchscheint. Auch ENTZ spricht von sich kreuzenden perlschnurartigen Streifen. Bei der von mir gesehenen Form ist sie jedenfalls bestimmt nicht vorhanden. Ferner gibt COHN den Mund seitlich an, hat aber wahrscheinlich den seitlich durchschimmernden Schlund dafür gehalten. ENTZ beschreibt ja auch einen endständigen Mund, der ihm ebenfalls auf einem Zäpfchen zu liegen scheint. Ich halte den von mir gesehenen *Placus* für eine neue Art, die ich der den Körper umziehenden Furchen wegen *Pl. sulcatus* nenne.

Diagnose.

Länge 50, Breite 25 μ. Körperform cylindrisch und seitlich kompreß, vorn und hinten breit abgerundet. Pellicula in Schraubenlinien gestreift mit 15 Furchen. Mundöffnung in der Mitte der Vorderseite auf einem Zäpfchen mit kurzem Schlund. Kern wurstförmig an der Mittelachse. Kontraktile Vakuole terminal.

Loxophyllum trinucleatum nov. spec.

(Fig. 5 a, b, c.)

Loxophyllum trinucleatum hat eine Länge von 60—90 μ, seine größte Breite ist 20—25 μ. Die Gestalt ist in der Aufsicht schlank, bohnenförmig. Die linke Seite zeigt eine ziemlich regelmäßige Ausbuchtung, die rechte Seite ist dagegen ein wenig eingezogen, mitunter auch ganz gerade. Nach vorn verjüngt sich der Körper etwas und ist an beiden Seiten abgerundet. In der Seitenansicht erkennt man eine leichte Verdickung in Form eines Buckels etwa im zweiten Viertel des sonst recht flachen Körpers. Das ganze Tier ist umzogen von einer etwas gewellten Randzone, die noch flacher ist als der übrige Körper. Sie ist in der Aufsicht als deutlich abgegrenzter hellerer Saum sichtbar. Von ihm aus wölbt sich der eigentliche Körper wulstartig auf. Man erkennt dabei — besonders deutlich von der Rückenseite — vorn links eine leichte Einbuchtung, die dem Wulst vorn ein nasenartiges Aussehen gibt, was ein wenig noch an den Halsteil anderer Loxophyllen erinnert.

Auf der Bauchseite links am Übergang in den flachen Randsaum liegt die Mundöffnung, wie bei allen Arten der Gattung ein schmaler Spalt, der nur selten sichtbar wird. Er zieht bei unserem

Tier bis hinter die Körpermitte und folgt der Biegung des Randes des hyalinen Saumes. Ich hatte mehrmals Gelegenheit, den Mund-

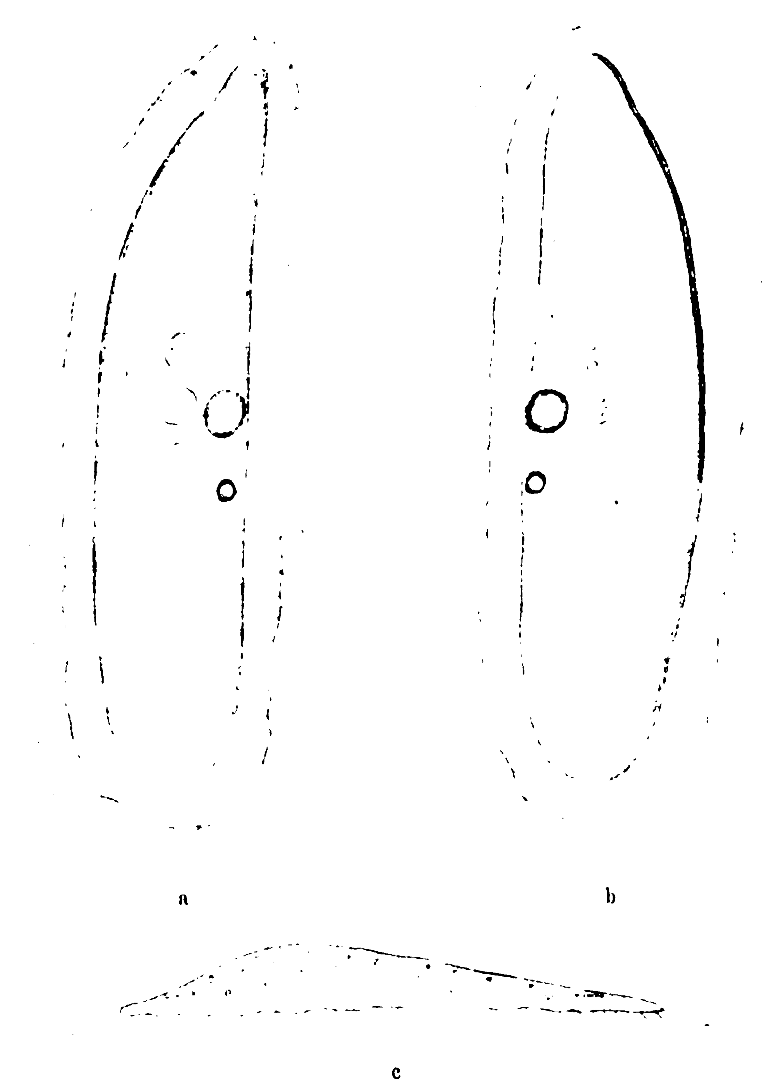


Fig. 5. *Loxophyllum trinucleatum.*
a Rückenseite. b Bauchseite, Mundspalt leicht geöffnet. c Seitenansicht.

spalt zu beobachten, ohne daß sichtbar Nahrung aufgenommen wurde. Er war etwa eine Minute lang geöffnet, vorn etwas mehr als hinten,

und schloß sich langsam vom Hinterende aus, bis er schließlich ganz verschwunden war. Es bleibt dann nur eine leichte Furche, die aber so wenig auffällt, daß ich sie erst nach Beobachtung des geöffneten Spaltes bemerkte.

Die Bewimperung ist gleichmäßig auf die linke Körperseite verteilt. Es wird bei der Ansicht von der Seite her unzweifelhaft deutlich, daß sie auf der anderen Seite fehlt. Die sehr zarten Cilien sind etwa 3 μ lang, eine Reihenanordnung ist nicht zu erkennen, wie überhaupt jede Streifung bei diesem Tier fehlt, während sie sonst für alle Loxophyllen beschrieben wird. Der Körper besteht aus leicht gekörntem Plasma, größere Einschlüsse oder Nahrungsvakuolen fehlen. Der Randsaum erscheint hyalin und wesentlich heller als der übrige Körper. In ihm liegen gleichmäßig verteilt Trichocysten, als gerade stärker lichtbrechende Stäbchen von gleichmäßiger Stärke, die stets zum Rande senkrecht stehen. Ihr dem Rand zugekehrtes Ende ist abgerundet, das Hinterende etwas zugespitzt. Das Ausschnellen der Trichocysten als dünne, mäßig lange Fäden wurde mehrfach an unter dem Deckglas in wenig Wasser leicht gepreßten Exemplaren beobachtet, ebenso bei Zusatz von stark verdünntem Formol. Die Stäbchen füllen mit ihrer Länge nicht die ganze Breite des Randsaums aus, sie liegen an seiner Außenseite und lassen etwas vom Saum nach innen frei.

Der Kernapparat besteht aus drei in der Körperlängsrichtung hintereinander liegenden kugligen Teilen, die schon beim Fixieren mit Formol als hellere Kugeln sichtbar werden, sehr deutlich aber nach Färbung mit Alaunkarmin hervortreten. Von 17 untersuchten Tieren zeigten drei eine Abweichung, indem sie nur zwei Kernteile besaßen. Alle drei Exemplare waren kleiner als der Durchschnitt, etwa 40—50 μ, ich vermute daher, daß es sich hierbei um Stadien bald nach der Teilung handelt. Die Teilung selbst wurde nicht beobachtet. Die Kerne liegen in der Mitte des zweiten Körperviertels, entsprechend dem hier höheren Wulst des Tieres, für dessen Verdickung vielleicht hierin der Grund zu suchen ist. Links vom letzten Kernstück pulsiert eine Vakuole, die bis dicht an den hyalinen Saum heranreicht. Dahinter liegt eine weit kleinere kontraktile Vakuole, die anscheinend selbständig entleert wird, wenigstens wurde eine Verschmelzung beider niemals beobachtet, die Entleerung findet vielmehr abwechselnd statt.

Das Infusor fand sich in einem Behälter des Berliner Aquariums sehr häufig. Seine Fortbewegung ist ein mäßig schnelles Kriechen, selten verläßt es den Schlammboden, um mit gestrecktem Körper

unter Rotierung um die Längsachse zu schwimmen. Dabei schlagen alle Cilien, und der Randsaum führt undulierende Bewegungen aus Manchmal geschieht das Schwimmen auch ohne Rotation, wobei die bewimperte Seite stets nach unten gehalten wird und der Körper schlängelnd durch das Wasser gleitet. Das Tier ist wenig kontraktil, die Pellicula aber sehr nachgiebig. Mit Leichtigkeit drängt es sich durch enge Passagen zwischen Schlammteilchen hindurch und nimmt dank seiner Elastizität nach dem Austritt ins Freie seine frühere Form wieder an.

Loxophyllum trinucleatum, das kleinste der bisher beschriebenen Loxophyllen, steht wohl am nächsten dem *L. pyriforme*, das Gourret und Roeser (10) im Hafen von Marseille gefunden haben. Gemeinsam ist beiden Formen die den ganzen hyalinen Saum einnehmende Verteilung der Trichocysten. Größere Unterschiede liegen jedoch in der äußeren Form, die bei *L. trinucleatum* den Halsteil noch mehr rückgebildet zeigt, ferner in dem Fehlen der Bewimperung am Randsaum bei *L. pyriforme*. *L. perihoplophorum* v. Buddenbrock (1) zeigt ebenfalls die Trichocysten im ganzen Randsaum verteilt, ist aber abgesehen von anderen Unterschieden bedeutend größer, bis 400 μ, und besitzt einen deutlich entwickelten Halsteil. Eine weitere Abweichung gegenüber allen anderen Loxophyllen liegt im Fehlen jeglicher Streifung. Das Vorhandensein dreier Kernteile hat als wesentliches Merkmal zu dem Namen *L. trinucleatum* für die neue Art geführt.

Diagnose.

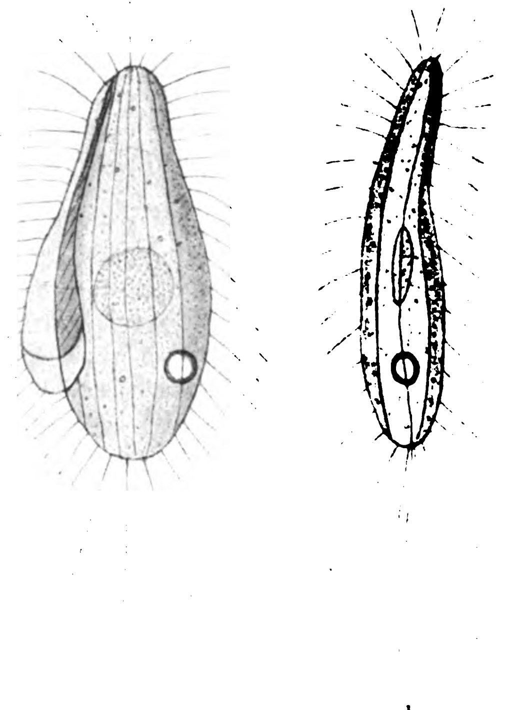
Länge 80 μ, größte Breite 40 μ, Gestalt schlank bohnenförmig, die Bauchkante fast gerade, die Rückenkante ausgebogen, vorn mit einer Biegung nach rechts. Rings von einem Randsaum umzogen. Der mittlere aufgewölbte Teil des Körpers zeigt seine stärkste Wölbung im zweiten Viertel und hat ein nasenartiges Vorderende. Trichocysten um den ganzen Körper herum. Macronucleus dreiteilig Dorsal in der Körpermitte eine größere und eine kleinere kontraktile Vakuole.

Cyclidium curvatum, nov. spec.
(Fig. 6 a, b.)

Das Tier ist schlanker als die übrigen Cyclidien, 27—32 μ lang, und mißt in seiner größten Breite 10—14 μ. Von der Bauchseite gesehen ist die Gestalt ein längliches Oval mit etwas verschmälertem Vorderende. Die Seitenansicht zeigt, daß das Tier dorsoventral ab-

geflacht ist, besonders flach ist der Vorderteil bis fast zur Körpermitte. Dies flache Vorderende ist gegen die Körperlängsachse in schwachem Winkel abgebogen. Über den ganzen Körper läuft eine Anzahl etwas dunklerer Längsstreifen, von denen man auf der Fläche jederseits fünf bis sechs zählt. Die Längsstreifen tragen ziemlich lange, sehr zarte Cilien. Am Hinterende sitzen drei starke Borsten, von denen die mittlere etwa $^{3}/_{4}$ der Körperlänge mißt, die anderen beiden sind etwas kürzer.

Nur wenig vom Körperrande entfernt beginnt vorn das Peristom. Es liegt wie bei allen Cyclidien ganz an der rechten Kante der Bauchseite. Schmal beginnend und weiter hinten mit leichter Ausbuchtung nach links reicht es bis zum Beginn des letzten Körperviertels, nimmt also fast $^{3}/_{4}$ der Körperlänge ein. Der rechte Peristomrand trägt die vorn schmale undulierende Membran, die sich nach hinten zu etwas verbreitert. Sie zieht um den unteren Rand des Peristoms herum und an der linken Seite desselben wieder ein wenig herauf. Es entsteht so die den Cyclidien eigentümliche Membrantasche, nur daß sie bei dieser Art schmaler und kürzer ist. Der von der Membran freigelassene vordere Teil des linken Peristomrandes ist besetzt von einer dichten Reihe adoraler Cilien. Die kontraktile Vakuole liegt seitlich in der hinteren Körperhälfte und öffnet sich dorsal. Der Kern nimmt als flache runde Scheibe die Mitte des Körperovals ein.



a b

Fig. 6. *Cyclidium curvatum.*
a von der Fläche, b Seitenansicht.

Die Bewegung des Tieres ist im Kriechen in der Regel langsamer als die der anderen Cyclidien, die ich im Laufe meiner Arbeit

zu beobachten Gelegenheit hatte. Sie ist meistens ein unruhiges Umherkriechen am Boden oder am Oberflächenhäutchen mit häufigem plötzlichen Rückwärtsfahren. Nur selten steht *Cyclidium curvatum* ganz still, wie es die Gattungsverwandten so häufig tun. Das Schwimmen geschieht sehr schnell unter Drehung um die Körperlängsachse, wobei das Vorderende infolge der Biegung einen Kegelmantel beschreibt.

Cyclidium curvatum zeigt im Aussehen große Ähnlichkeit mit seinen Gattungsverwandten, ganz abweichend verhält es sich aber in der Bewegungsweise, so daß ich bei der ersten Beobachtung mit schwacher Vergrößerung gar nicht auf den Gedanken kam, ein *Cyclidium* vor mir zu haben. Beträchtliche Unterschiede ergaben sich außerdem besonders in der dorsalen Aufbiegung des vorderen Körperendes, nach dem ich das Infusor *curvatum* nenne, im Vorhandensein dreier langer Schwanzborsten und endlich in der seitlichen Lage der kontraktilen Vakuole.

Diagnose.

Bis 32 μ lang und 14 μ breit. Gestalt länglich oval, Vorderende verschmälert und dorsal aufgebogen. Wimpern auf Längsstreifen über den ganzen Körper verteilt, drei starke Schwanzborsten. Tasche der undulierenden Membran schmaler und kürzer als bei den Gattungsverwandten. Kontraktile Vakuole seitlich terminal.

Cyclidium heptatrichum var. helgolandicum nov. var.

(Fig. 7 a, b.)

In der Kultur aus Helgoland, die *Enchelys gracilis* enthielt, fand sich noch ein anderes *Cyclidium*, das große Ähnlichkeit mit dem von Schewiakoff im stillen Ozean gefundenen *Cyclidium heptatrichum* (22) aufweist. Kürzer und gedrungener als die eben beschriebene Art kommt es in seinen Abmessungen etwa *Cyclidium glaucoma* gleich mit 19—23 μ Länge und 10—12 μ Breite. Das Oval der Bauchseite ist vorn etwas eingezogen und hinten breit abgerundet. Dieselben Verhältnisse finden sich an der viel schmaleren Seitenansicht. Die Rückenseite ist konvex, die Bauchseite abgeflacht. Das Peristom beginnt nicht ganz am Vorderende des Körpers, folgt rechts dem Körperrand, bildet hinten eine runde Ausbauchung nach links und zieht dann in schräger S-Form wieder nach oben. Die Membrantasche ist hier ebenfalls recht flach; am rechten Peristomrand findet sich eine adorale Wimperreihe. Der Körper ist vollständig be-

wimpert. Die Cilien sind in Reihen angeordnet, die in der vorderen Körperhälfte deutlich als dunkle Linien markiert sind, sich nach hinten zu aber verlieren. Die vorderen 7—9 Cilien jeder Reihe stehen dichter und bilden zusammen einen längeren Schopf. Weiter hinter werden sie spärlicher und liegen dem Körper mehr an. Am Hinterende trägt das Tier sieben Borsten, die alle ungefähr gleich lang sind.

Das Plasma ist wenig gekörnt und enthält spärliche kuglige und ovoide Einschlüsse. Der runde, seitlich kompresse Kern liegt in gleicher Höhe mit der Membrantasche. Kontraktile Vakuolen entstehen abwechselnd eine terminal, die sich auch terminal entleert, und eine zweite etwas weiter vorn an der linken Seite. Diese zweite Vakuole öffnet sich dorsal.

Die Bewegung des Infusors ist das bei den Cyclidien gewöhnliche Hinundherschießen, unterbrochen von längeren Ruhepausen. Es schlägt hauptsächlich das vordere längere Wimpernbüschel, der enger anliegende Cilienmantel wird kaum merklich bewegt. Die sieben Schwanzfäden sind stets unbewegt. Sie werden meist leicht nach dem Ende zusammengebogen getragen und sind nicht ganz starr, sondern geben bei plötzlicher Wendung des Körpers dem Wasserdruck etwas nach. Ich wurde durch sie immer an die langen Schwanzfedern eines Pfauhahns erinnert, denen sie in der ganzen Haltung ungefähr entsprechen.

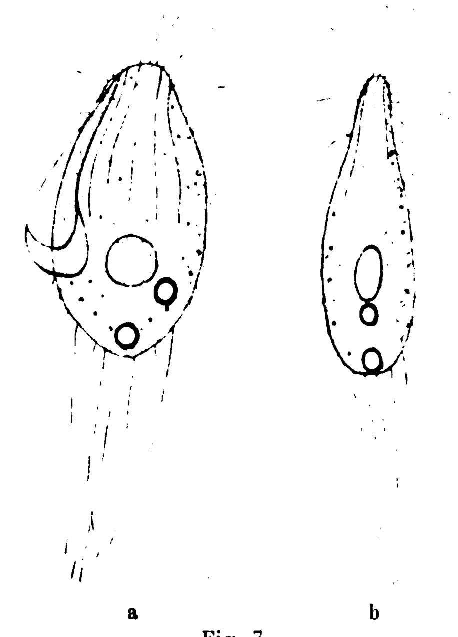


Fig. 7.
Cyclidium heptatrichum var. *helgolandicum.*
a Flächenansicht, b Seitenansicht.

Im System steht das Tier dem *Cyclidium heptatrichum* am nächsten. Schewiakoff beschreibt dieses Infusor nur in wenigen Zeilen. Es fehlen hier im Unterschiede von der neuen Form hauptsächlich die anliegenden Wimpern, die zwar nur schwer zu erkennen sind, die Schewiakoff aber als geübter und exakter Beobachter sicherlich gesehen hätte. Die Längsstreifen ziehen bis zum Körperrande und

tragen nur vorn je fünf Cilien. Die sieben Tastborsten messen auf der Abbildung etwa $^2/_3$ der Körperlänge und stehen nach allen Seiten starr ab. Schließlich besitzt *C. heptatrichum* nur eine kontraktile Vakuole. Die Fundorte beider Tiere liegen weit voneinander entfernt: *C. heptatrichum* trat in einem Salzwassergraben auf den Sandwichinseln im stillen Ozean auf, *C. heptatrichum var. helgolandicum* lebt aber bei Helgoland. Da beide Tiere große Ähnlichkeit, besonders eben im Besitz der sieben Schwanzborsten haben, möchte ich das neue Infusor nur als Varietät von *Cyclidium heptatrichum* ansehen und gebe ihm nach seinem Fundort den Namen *helgolandicum*.

Diagnose.

Bis 23 μ lang und 12 μ breit. Körper oval, seitlich kompreß, hinten abgerundet, vorn etwas schmäler. Streifung nur bis zur Körpermitte deutlich. Bewimperung in Reihen am ganzen Körper. Die ersten 4—7 Cilien der Reihen länger, die übrigen weiter voneinander entfernt und anliegend. Am Hinterende sieben halbstarre Borsten von Körperlänge. Zwei kontraktile Vakuolen, davon die eine terminal, die zweite etwas weiter vorn auf der linken Seite.

Pleuronema coronata Kent.

(Fig. 8.)

Da die Angaben über die Arten der Gattung *Pleuronema* noch recht unsicher sind, habe ich eine *Pleuronema* aus dem Berliner Aquarium eingehender untersucht und bin dabei zu Ergebnissen gelangt, die vielleicht geeignet sind, die Kenntnis dieser einen Spezies zu erweitern und sie gegen die übrigen beschriebenen Arten scharf abzugrenzen. *Pleuronema coronata* ist etwa 80 μ lang und halb so breit. Der Körper ist gedrungen oval und seitlich etwas komprimiert. Die rechte Seite der Flächenansicht zeigt eine leichte Abflachung. Das Vorderende ist nicht schmäler als das Hinterende. Nicht weit vom Vorderrand beginnt auf der rechten Bauchseite das Peristom, das zuerst ziemlich schmal längs der rechten Seite hinläuft und in der hinteren Körperhälfte mit bauchiger Erweiterung nach links abbiegt. Seine Länge beträgt etwa 50 μ. An beiden Rändern inseriert eine dünne Membran, die in der zweiten Hältte einen weiten Mundsack bildet. Während die Membran auf der rechten Seite schon kurz nach ihrer Ansatzstelle schnell breiter wird, bleibt sie auf der linken Seite in der vorderen Hälfte sehr schmal. Die Mundöffnung scheint am vorderen Ende der Ausbauchung

des Peristoms zu liegen, wo die Bildung von Nahrungsvakuolen zu beobachten war. Ein Schlund ist nicht sichtbar, vielmehr bilden sich die Vakuolen stets dicht an der Mundöffnung. Der linke Peristomrand trägt innerhalb des Mundsacks ein adorales Wimpernfeld, dessen Wimpern vorn am kürzesten sind, nach der Mundöffnung

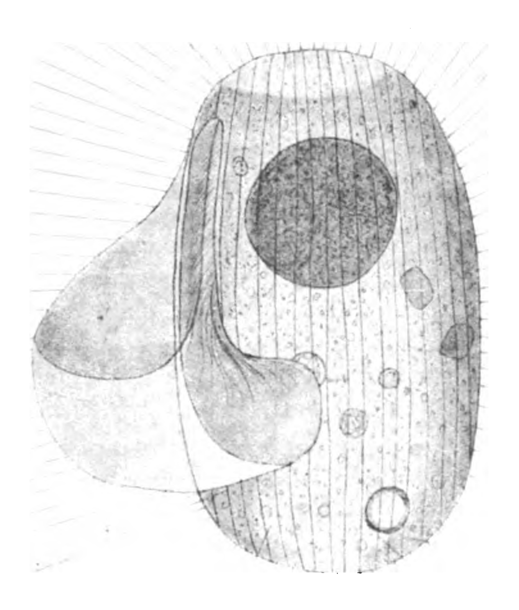


Fig. 8. *Pleuronema coronata* von der Bauchseite.

zu sich bis auf das Dreifache verlängern und dann wellenartig gebogen sind.

Die Bewimperung umzieht den ganzen Körper. Die Cilien von 30 μ Länge sind in Reihen angeordnet und inserieren an 17—19

auf der Fläche zu zählenden Längsstreifen. Sie sind sehr fein und starr und biegen sich bei der Bewegung kaum merklich. Die Kappe des Vorderendes ist mit kürzeren etwa 25 μ langen Borsten besetzt, die anscheinend nur Tastfunktion haben. Wenigstens ist an ihnen eine Bewegung nicht wahrzunehmen, und auch das Plasma der ganzen vorderen Kappe zeigt eine Veränderung gegen das des übrigen Körpers. Es ist heller und weniger gekörnt, was vielleicht auf eine besondere Funktion schließen läßt. Das Hinterende trägt 10—12 45—50 μ lange Springborsten, die sich unregelmäßig auf die Rundung verteilen. Das Körperplasma hat eine leichte graue Tönung, nur der Vorderteil ist, wie eben erwähnt, wesentlich heller. Außer der ziemlich groben Körnung treten besonders im hinteren Teil des Tieres Nahrungsvakuolen verschiedener Größe auf und daneben vereinzelt größere Einschlüsse, die dunkel erscheinen und eine ganz unregelmäßige Gestalt haben. Es handelt sich dabei also wohl nicht um Flüssigkeitstropfen, sondern um Einschlüsse in fester Form. Schon am lebenden Tier erkennt man in der vorderen Körperhälfte einen großen runden Kern, dessen Durchmesser etwa die Hälfte der Breite des Körpers ausmacht. Er zeigt nach Fixierung mit Formol und Färbung mit Alaunkarmin eine starke Anhäufung von feinen kurzen Fasern und Körnchen in seinem Innern und ist von einer dünnen Membran begrenzt. Links seitlich liegt hinten die pulsierende Vakuole, die sich bei Zimmertemperatur nur etwa alle Minute entleert und dabei nach der Rückenseite öffnet.

Im freien Wasser habe ich *Pleuronema coronata* im Uhrschälchen beobachtet, und es bot sich dabei die Gelegenheit, die natürliche ungehinderte Bewegung zu studieren. Die Infusorien sind meist an der Wasseroberfläche versammelt und liegen hier teils unbeweglich, teils fahren sie unter fortwährender Änderung der Richtung durch das Wasser. Der Körper dreht sich dabei um die Längsachse. Bei Erschütterung wenden sie sich sofort in die Tiefe und verlieren sich zwischen den Algen und Schlammteilchen des Bodens. Eine genauere Untersuchung des Verhaltens der Cilien und des Mundsacks kann jedoch nur unter dem Deckglas bei stärkerer Vergrößerung erfolgen, dann ist die Bewegung aber behindert und spielt sich nur in einer Ebene ab. Das Tier verharrt oft längere Zeit unbeweglich an einer Stelle. Sämtliche Wimpern sind dann in Ruhe mit Ausnahme der adoralen Zone im Mundsack. Dieser selbst wird zeitweise in das Peristom eingezogen, liegt aber gewöhnlich undulierend nach rechts ausgebreitet. Die Springborsten sind in diesem Falle strahlig ausgestreckt. Das ist die Stellung, bei der Nahrung

aufgenommen wird, denn während der Bewegung ist der Mundsack in das Peristom eingefaltet. Plötzlich folgt kurze Zeit ein pfeilschnelles Hinundherfahren in Zickzackkurs, der sich nur mit Mühe verfolgen läßt. Die Wimpern mittlerer Länge schlagen dabei ununterbrochen, und bei jeder Drehung, die bis zur Kehrtwendung gehen kann, treten die Springborsten in Funktion. Sie sind es auch, mit denen sich das Infusor aus der Ruhelage springend fortschnellt. Der ganze Körper ist nicht kontraktil, wohl aber gibt die Gestalt beim Durchtritt durch Engpassagen etwas nach, um danach wieder die ursprüngliche Form anzunehmen.

Die Gattung *Pleuronema* wurde zuerst beschrieben von Ehrenberg (7), der seine Spezies *Paramaecium chrysalis* nannte. Später stellte Dujardin (6) dafür die Gattung *Pleuronema* auf und beschrieb zwei Arten: *Pl. crassa* im Süßwasser und die schlanke *Pl. marina* im Meer. Die Abbildungen sind jedoch unzulänglich, der Mundsack ist noch nicht erkannt, sondern es werden nur längere Cilien beschrieben. Als Erster sah Stein (24), daß es sich hier um einen Mundsack handelt, den er in einer kürzeren Charakteristik der Gattung beschreibt. Bei Claparède u. Lachmann (3) abgebildet und schon vorher kurz erwähnt von Perty (18) findet sich zum ersten Male eine Angabe von langen Springborsten am Vorderende, wofür das Hinterende fälschlich gehalten wird. Perty spricht von Fäden, mit denen sich das Tier fortschnellen kann. Claparède u. Lachmann und Perty halten ebenso wie Quennerstett ihre Exemplare für *Pleuronema chrysalis*. Claparède u. Lachmann beschreiben außerdem ebenfalls im Süßwasser eine neue Art *Pl. natans* ohne diese Borsten. S. Kent (15) hält die Art mit Borsten für verschieden von *Pl. chrysalis* und nennt sie *Pl. coronata*. Er sieht aber auch noch das Hinterende für das Vorderende an. Man muß in der Tat annehmen, daß es sich hier um eine von *Pl. chrysalis* gesonderte Spezies handelt, denn auch nach Kent wird *Pl. chrysulis* ohne Springborsten wiederholt beschrieben, so von Fabre-Domergue und von Schewiakoff. Auch K. Möbius (17) spricht von längeren Cilien am Hinterende von *Pl. marina*, aber seine Abbildung läßt nicht erkennen, ob er die Springborsten gesehen hat. Sie zeigt die Cilien nach hinten allgemein verlängert, aber keine einzelnen langen Borsten neben den anderen kürzeren Wimpern. Nach allen diesen Angaben scheinen mir zwei Arten als gesichert: *Pleuronema chrysalis*, wie sie etwa von Schewiakoff beschrieben ist, und *Pleuronema coronata*. *Pl. crassa* und *marina* Duj. und *Pl. natans* Cl. u. L. sind wohl mit *Pl. chrysalis* identisch, soweit sie ohne Springborsten be-

schrieben werden. Alle beide Arten der Gattung kommen im Süßwasser und im Meere vor.

Rhinodisculus cristatus nov. gen., nov. spec.
(Fig. 9 a, b.)

Die Länge dieses Infusors ist 25 μ, seine Breite 15 μ. Der Körper ist dorsoventral stark abgeflacht und hat von der Breitseite gesehen etwa die Form eines schiefwinkeligen Parallelogramms. Dementsprechend zeigt die linke Seite im vorderen Drittel, die rechte im hinteren Drittel einen stumpfen, abgerundeten Winkel.

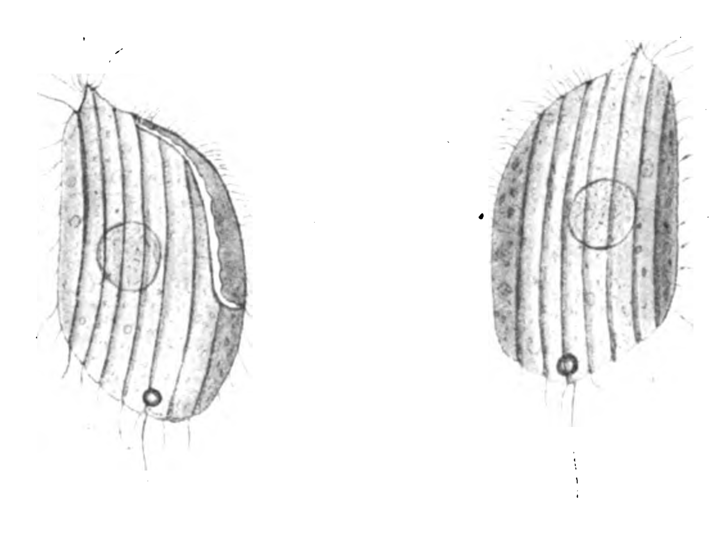


Fig. 9. *Rhinodisculus cristatus*. a Bauchseite, b Rückenseite.

Vorn läuft der Körper in einen kurzen nasenartigen Fortsatz aus. An der vorderen Rundung der linken Seite liegt auf der Bauchseite das Peristom. Es ist nur schmal, beginnt dicht hinter der Nase und zieht wenig breiter werdend am linken Körperrand bis zum hinteren Körperdrittel. Der rechte Peristomrand trägt eine sehr schmale undulierende Membran, die hinten etwas breiter wird und den linken Rand erreicht. An diesem sitzt ganz außen eine dichte Reihe adoraler Wimpern. Eine Mundöffnung habe ich nicht sehen

können. Sie wird aber wohl, wie meistens bei so geformten Peristomen, rechts in der hinteren Rundung liegen. Die Körperbewimperung ist vollständig. Die Cilien sind jederseits in sieben Längsstreifen angeordnet, die in Furchen rings um den Körper laufen. Sie sind lang und dünn und bilden an dem nasenartigen Vorsprung ein längeres Büschel, das rascher und stärker schlägt als die übrigen Wimpern und von dem ganzen Wimpernkleid zuerst ins Auge fällt. Die Längsfurchung ist am Vorder- und Hinterrand an den Einschnitten, die sie bildet, zu erkennen. Die Furchen erscheinen als doppeltkonturierte dunkle Streifen, in deren Mitte die Cilien inserieren. Von der Mitte des Hinterrandes geht eine Schwanzborste von Körperlänge aus, die meist in Ruhe ist und nur bei den Wendungen des Tieres als Ruder oder Steuer dient.

Das Körperplasma ist farblos mit kleinen Körnchen und rundlichen Einschlüssen. In der Körpermitte liegt der kuglige Kern. Eine netzige Innenstruktur wird bei Alaunkarminfärbung nach Fixierung mit Formol deutlich. Er ist aber als dunkler runder Fleck schon am lebenden Tier sichtbar. Die kontraktile Vakuole pulsiert nahe der Insertionsstelle der Schwanzborste.

Die Tiere fanden sich in dem Kulturglase in großer Zahl. Sie schwammen meist nahe dem Boden um ihre Längsachse rotierend geradlinig vorwärts. Die Rotationsrichtung wechselt dabei oft. Bei jeder Änderung in der Bewegungsrichtung schlägt die Schwanzborste aus, wird aber sonst ruhig gehalten. Vielfach liegen die Tiere auch bewegungslos zwischen den Detritushaufen des Bodens und sind dort nur aufzufinden, wenn man sie vorher beim Hineinschwimmen beobachtet hat.

Der abgeflachten Gestalt und der Ähnlichkeit der Furchung wegen könnte dieser Ciliat möglicherweise in die Nähe der Gattung *Cinetochilum* Perty (18) gehören. Da aber große Abweichungen vorhanden sind, besonders die Lage des Peristoms rechts hinten bei *Cinetochilum margaritaceum* gerade entgegengesetzt ist, muß für das Infusor eine neue Gattung aufgestellt werden, die ich nach seiner Gestalt, einer kleinen flachen Scheibe mit nasenartigem Fortsatz, *Rhinodisculus* nenne. Mit Bezugnahme auf das vorn hervortretende Cilienbüschel gebe ich der Art den Namen *cristatus*.

Diagnose.

Länge 25 μ, Breite 15 μ, Körper dorsoventral stark abgeflacht, hat von der Fläche gesehen die Form eines schiefwinkligen Paralelogramms und läuft vorn in einen nasenartigen Fortsatz aus. Peristom

schmal, am vorderen linken Körperrande. Rechter Peristomrand mit schmaler undulierender Membran, linker mit adoraler Wimpernzone. Cilien in sieben Längsfurchen, die rings um den Körper laufen, am nasenartigen Vorsprung ein stärkeres Büschel. Terminale Schwanzborste. Kugliger Kern in der Körpermitte. Kontraktile Vakuole endständig.

Tintinnopsis maculosa nov. spec.

(Fig. 10 a, b, c.)

Am Grunde eines Kulturglases mit Wasser und Schlamm aus der Adria fiel mir ein kleines Infusor auf, das in seiner Gestalt an ein aus dem Gehäuse geschlüpftes *Tintinnium* erinnert, aber nie in einem solchen gefunden wurde. Das Tier ist 40 μ lang und halb

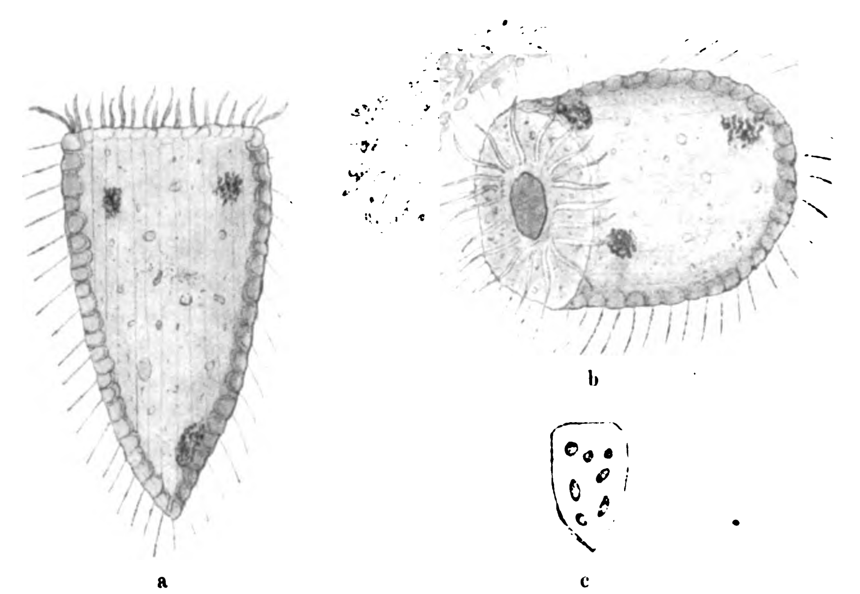


Fig. 10. *Tintinnopsis maculosa.*
a freischwimmend, b festsitzend und kontrahiert, c Kernapparat.

so breit. Sein Körper ist kegelförmig und am Vorderrande quer abgeschnitten. Hier liegt eine ziemlich tiefe kraterartige Mulde, an deren Grund sich das Peristom öffnet. Die Form des Peristoms wechselt, sie ist meist ungefähr kreisrund, bildet aber manchmal auch ein unregelmäßiges Viereck mit gerundeten Seiten. Die Peristomöffnung erscheint verschwommen dunkel, eine Mundöffnung konnte nicht festgestellt werden. In dem Krater inserieren rund um das

Peristom 20—25 kräftige Membranellen. Sie schlagen mit einem Drittel ihrer Länge über den Kraterrand hinweg und sind die einzigen Ciliengebilde, die man am in Bewegung befindlichen Tiere wahrnimmt. Setzt es sich aber an einem Detritushaufen fest, so sieht man, daß auch der übrige Körper vollständig bewimpert ist. Es werden jetzt besonders an dem Teil, der den Schlammteilchen anliegt, 5 μ lange, sehr feine Cilien deutlich, die sich schließlich auf der ganzen Oberfläche verfolgen lassen. Sie stehen in Längsreihen, die eine leichte dunkle Streifung hervorrufen. Ich zählte auf einer Seite ungefähr 15 Streifen. Die Wimpernreihen setzen sich auch auf die Vorderfläche fort und reichen bis zur Zone der adoralen Membranellen. Das ist der Grund, weshalb ich für diese Mulde die Bezeichnung Peristom vermieden habe und erst die hinter den Membranellen beginnende dunkle Einsenkung als Peristom ansehen möchte. SCHMIDT (23) beschreibt ähnliche Verhältnisse bei *Bursella spumosa*. Er bezeichnet die in diesem Fall sackartige bewimperte Einsenkung als Mundsack, der aber am Grunde gleich in den Schlund übergeht. Deshalb, und auch weil er mundartig zu öffnen und zu schließen ist, wird der Mundsack von *Bursella* noch eher dem Peristomrand anderer Ciliaten gleichzusetzen sein als der Mundkrater von *Tintinnopsis maculosa*. Das Bild der Mulde, wie es Figur 10b zeigt, erinnert sehr an das Peristom der Tintinnen, das aber cilienlos beschrieben wird.

Das Plasma ist farblos. Auffällig ist die Beschaffenheit des Ectoplasmas, das aus einer Schicht großer Vakuolen mit doppelt konturierten Wänden besteht. Sie sind besonders stark entwickelt an den Seitenflächen und erreichen hier einen Durchmesser bis zu 3 μ. An der Vorderseite werden sie etwas kleiner. Ihr Inhalt ist ebenfalls farblos. An der Körperoberfläche treten die Umrisse der Vakuolen als kleine Aufwölbungen hervor. Das Entoplasma ist hyalin mit verhältnismäßig wenigen unregelmäßig geformten Einschlüssen von bläulichem Schimmer. Es enthält dazu im Hinterende des Körpers eine Anhäufung kleiner schwarzer Pigmentkörnchen, ebenso zwei kleinere dunkle Flecke nahe dem Vorderende, doch treten hier selten auch drei auf. Der Kernapparat besteht aus 6—8 kugligen oder ellipsoiden Teilen, die unregelmäßig zerstreut liegen. Sie sind nach Fixierung des Plasmas mit Formol und Färbung mit Alaunkarmin zu erkennen. Eine kontraktile Vakuole fehlt. Das Tier schwimmt mit der Mundöffnung nach vorn unter Drehung um seine Längsachse am Boden der Kultur zwischen den Schlammteilchen umher. Dabei beschreibt die Längsachse einen Kegelmantel, denn das Vorderende führt ein ständiges Kreisen um die Bewegungslinie

aus, während das Hinterende auf ihr verharrt. Häufig liegt *T. maculosa* bewegungslos in einem Detritushaufen, wobei alle Körpercilien, die an den Schlammteilchen Halt finden können, starr gegen diese ausgestreckt sind und den Körper so gewissermaßen verankern. In Bewegung sind dann nur die Membranellen der adoralen Zone. Das Tier kontrahiert sich in dieser Lage bis auf etwa zwei Drittel seiner Länge. Die Spitze des Kegels rundet sich vollständig ab, und dicht hinter dem Mundkrater bildet sich infolge der Verdickung des dahinter liegenden Teils des Körpers eine leichte Einschnürung. Die Tiere hielten sich im Kulturglase über einen Monat und wurden auch später in demselben Behälter des Aquariums immer wieder festgestellt.

Es handelt sich hier offenbar um eine Infusorienart, die ihrem ganzen Bau nach den Tintinnoiden ähnlich ist. Eine Gattung *Tintinnopsis* hat Stein (25) aufgestellt für die in der Ostsee bei Wismar gefundenen *T. beroidea* mit in Längsstreifen über den ganzen Körper verteilten Wimpern. Eine vollständige Bewimperung beschreibt auch Gruber (13) für eine Gattung *Maryna*, die gallertige Schleimröhren ausscheidet. Aber alle Tintinnoiden besitzen ein Gehäuse, und ein solches war trotz genaueren Durchforschens des Schlammes in meinen Kulturen nicht zu finden. Ich möchte trotzdem wegen der sonst weitgehenden Übereinstimmung das Tier zur Gattung *Tintinnopsis* stellen und gebe ihm wegen des Auftretens der Pigmentflecke im Entoplasma den Speziesnamen *maculosa*.

Diagnose.

Länge 40 μ, Breite 20 μ. Der kontraktile Körper nach hinten kegelförmig zugespitzt. Vorn gradlinig abgestutzt mit einem die ganze Vorderfläche einnehmenden Mundkrater, an dessen Grunde sich die fast kreisrunde Peristomöffnung befindet. Um das Peristom 11 adorale Membranellen. Feine Körperbewimperung auf Längsstreifen, die in den Mundkrater hineinziehen. Ectoplasma aus einer Vakuolenschicht. Entoplasma mit 3—4 schwarzen Pigmentflecken. Kernapparat aus 6—8 verstreuten kugligen oder ellipsoiden Teilen. Kontraktile Vakuole fehlt.

Diplogmus contrax nov. gen., nov. spec.

(Fig. 11 a, b.)

Diplogmus contrax gehört mit zu den kleinsten Infusorien, es ist nur 15—20 μ lang und 6—10 μ breit. Sein sehr kontraktiler Körper

ist länglich oval, dorsoventral abgeflacht und vorn etwas verschmälert, die Bauchseite ist weniger stark gewölbt als der Rücken. Auf ihr nimmt das Peristom fast die ganze vordere linke Hälfte ein. Sein linker Rand fällt mit dem hier leicht nach rechts eingebogenen Körperrand zusammen, der rechte verläuft im ganzen diesem Rande parallel und macht in seinem hintersten Teile einen kurzen Bogen. Im Peristom schlagen auf der rechten Seite etwa elf Membranellen. Es sind schlanke dreieckige Plättchen, die nach hinten zu länger werden. Die erste kleinste Membranelle sitzt dreieckig der kurzen Lippe auf, die vorn durch die Einbiegung des rechten Peristomrandes nach rechts entsteht. Die Mundöffnung liegt in der hinteren rechten Ecke des Peristoms, wo ihre Lage an der Bildung kleiner Nahrungsvakuolen zu erkennen ist. Ein Schlund ist nicht wahrzunehmen.

Der Rücken ist unbewimpert. Auf der Bauchseite stehen zwei Reihen von Cirren in zwei Längsfurchen. Die rechte Furche folgt dem Verlauf des ganzen rechten Körperendes, die linke beginnt hinter dem Peristom und zieht dem linken Rande parallel. Beide reichen nicht ganz bis ans Hinterende. Die Cirren sind etwa 4 μ lang, schlank und sehr beweglich. Die hinteren sind ein wenig länger als die vorderen. Das Plasma des Infusors erhält durch die Körnung eine leichte graue Tönung. Die zarte Pellicula ist dicht bedeckt von kleinen Papillen, die ihr den Eindruck einer körnigen Beschaffenheit geben. Eine Anzahl kleiner runder Einschlüsse ist über den ganzen Körper verstreut. Gleich hinter der Körpermitte findet sich ein kugliger Kern mit einem Durchmesser von 5 μ. Er wird erst nach Fixierung mit Formol durch Alaunkarmin sichtbar und hat eine recht starke Membran. Die kleine kontraktile Vakuole liegt terminal. Ihr Durchmesser beträgt nur 2 μ. *Diplogmus contrax* gehört offenbar zu den Hypotrichen; es bewegt sich langsam kriechend an den Schlammteilchen des Bodens oder am Oberflächenhäutchen hin. Das Schwimmen geschieht wie bei den meisten Hypotrichen unter langsamer Drehung um die Körperachse. Sehr oft hefteten sich die Tiere mit den

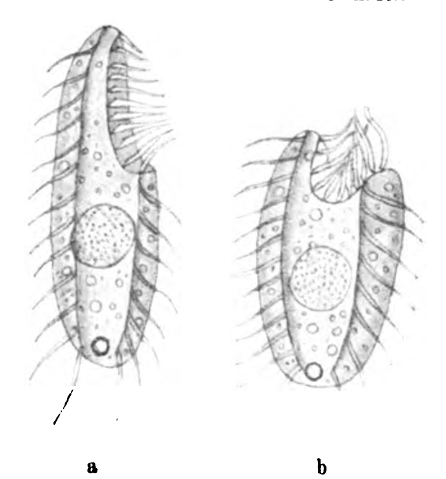


Fig. 11. *Diplogmus contrax*. a von der Bauchseite, b während der Kontraktion.

längeren hinteren Cirren an der Unterlage fest und kontrahierten sich dann bis zur Hälfte ihrer Körperlänge. Die Form erscheint jetzt kurz und gedrungen. Der ganze das Peristom enthaltende Vorderteil wird dabei nach hinten und rechts zurückgezogen, so daß am Vorderende eine rundliche Mulde entsteht, aus der die adoralen Membranellen hervorschlagen. Die Kontraktion tritt auch auf Reiz bei Druck auf das Deckglas oder Zusatz sehr verdünnter Essigsäure ein. Das Tier setzt sich dann aber nicht fest, sondern bewegt sich, immer kontrahiert bleibend, im Kreise hastig rückwärts, wobei das Peristom stets dem Kreiszentrum zugerichtet ist.

Das Infusor hat einige Ähnlichkeit mit *Colpoda pigerrima*, die Cohn (4) aus seinem Nordseewasseraquarium beschrieben hat. Die Darstellung ist aber unvollständig und war wohl auch mit den damaligen Hilfsmitteln nicht exakt durchzuführen. Cohn stellt das Tier zu den Holotrichen und spricht nur von längeren Wimpern an der linken Vorderseite. Ein Kern wurde nicht aufgefunden, die kontraktile Vakuole liegt etwas seitlich in der Körpermitte. Es bedarf zur genaueren Feststellung der Verhältnisse einer neuen Untersuchung von *C. piggerima*, denn es ist ja sehr wohl möglich, daß es sich hier wirklich um ein holotrisches Infusor handelt. Die von mir gefundene Form ist aber ohne weiteres als hypotrich zu erkennen und weicht auch in der Lage der kontraktilen Vakuole und dem Fehlen jeder Querstreifung von *Colpoda piggerima* ab. Ich gebe ihm unter Bezugnahme auf die beiden Längsfurchen der Bauchseite und die auffällige Kontraktilität den Namen ***Diplogmus contrax***. Es wäre seiner Bewimperung nach im System der Hypotrichen vor *Holosticha* (14) einzureihen.

Diagnose.

Länge 15—20 μ, Breite 6—10 μ. Körper ellipsoid, vorn verschmälert, dorsoventral abgeflacht. Peristom in der linken Vorderhälfte mit 11 adoralen Membranellen am rechten Rand. Zwei Randcirrenreihen in Furchen. Kugliger Kern hinter der Körpermitte. Kontraktile Vakuole terminal.

Propygocirrus adhaerens nov. gen. nov. spec.

(Fig. 12 a, b, c.)

Nur kurze Zeit fand sich dieses hypotriche Infusor in einer Kultur und kann deshalb nicht ganz vollständig beschrieben werden. Es bietet aber doch soviel Interessantes, daß ich auf seine Dar-

stellung nicht verzichten möchte. Bei einer Länge von etwa 60 μ und einer Breite von 30 μ erscheint der Körper in der Aufsicht eiförmig, bei Seitenansicht sieht man, daß er besonders im vorderen Drittel stark abgeflacht ist. Von der Bauchseite gesehen wird das vordere Viertel des Körpers auf seiner linken Hälfte vom Peristom

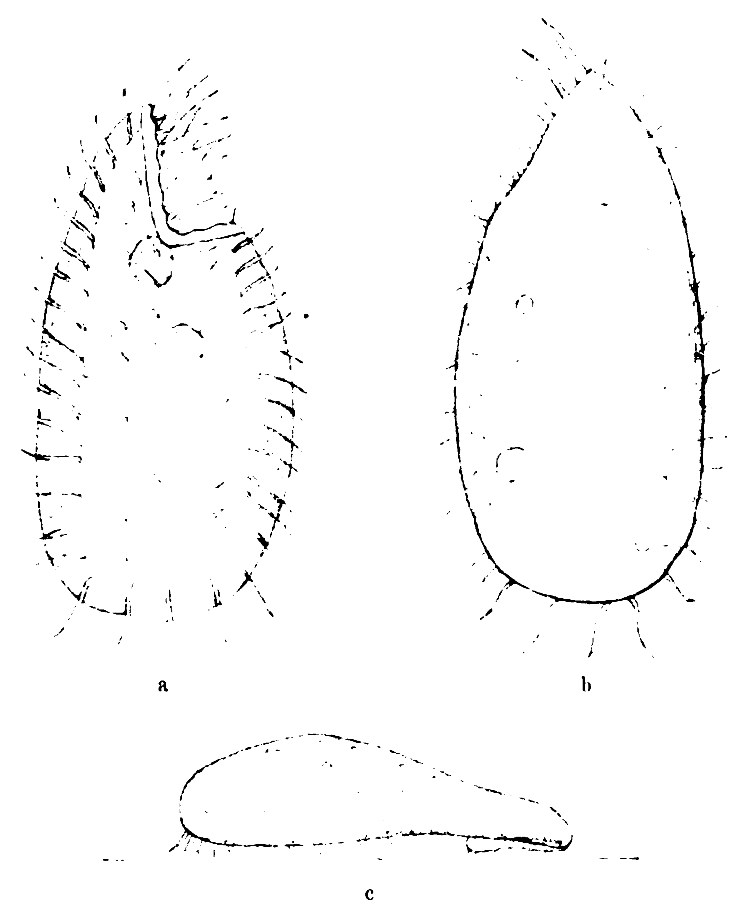


Fig. 12. *Propygocirrus adhaerens.* a Bauchseite, b Rückenseite, c Seitenansicht.

eingenommen, an dessen linken Rand, der mit dem Körperrand zusammenfällt, die Eirundung fast bis zur geraden Linie wird. Das Peristom ist dreieckig, an seinem rechten Rand und an der Dreiecksbasis verläuft eine schmale undulierende Membran. Der linke Rand trägt neun nach hinten zu immer breiter und kürzer werdende dreieckige Membranellen, die breiten Basalleisten aufsitzen.

Vom Peristomrand aus ziehen fünf Furchen nach hinten, erreichen aber nicht das Körperende. Sie zeigen dunklere Plasmakörnchen als die Zwischenräume. Von ihnen verlaufen drei am rechten Peristomrand beginnend ungefähr dem rechten Körperrand parallel. Die anderen beiden folgen vom unteren Rand des Peristoms der linken Rundung. Alle Furchen tragen eine größere Zahl von Cirren, von denen die der beiden Randreihen länger sind als die der mittleren Reihen. Am Ende jeder Furche inserieren längerer Cirren, die zwar noch in den Reihen stehen, die man aber ihrer Größe und ihrer ganzen Funktion nach als Aftercirren ansprechen kann. Man hat den Eindruck, als wollten sich bei diesem Infusor die Aftercirren eben von den Cirrenreihen herauszudifferenzieren beginnen. Das Tier steht damit am Anfang derjenigen Hypotrichen, welche Aftercirren besitzen, und ich möchte ihm aus diesem Grunde den Namen *Propygocirrus* geben. Der Rücken ist frei von Cilien und Borsten. Die Bauch- und Randcirren schlagen ununterbrochen, ebenso die Membranellen am Peristom. Die Aftercirren werden dagegen öfter still gehalten.

Die Bewegung des *Propygocirrus* ist ein ziemlich langsames Vor- und Rückwärtskriechen über den Bodenschlamm. Beim Herausfangen mit der Haarpipette hielten sich die Tiere oft sehr fest an der Unterlage, sie klebten förmlich an, so daß das Fangen dadurch sehr erschwert wurde. Ich hatte mit diesem festen Anhaften so oft zu kämpfen, daß ich dem Tier deshalb den Speziesnamen *adhaerens* geben möchte. Leicht gelang das Fangen dagegen, wenn die Infusorien nahe der Wasseroberfläche langsam umherschwammen. Dabei rotierte aber der Körper nicht, so daß man mehr den Eindruck hatte, daß die Tiere am Oberflächenhäutchen entlang krochen.

Das Plasma ist hell und läßt den Körper sehr durchsichtig erscheinen. Es sind dunklere Einschlüsse zu beobachten, daneben wenige größere und kleinere Nahrungsvakuolen, deren Entstehen an der inneren Peristomecke sich oft verfolgen läßt. Dabei bewegt sich der Vakuoleninhalt — es waren nur kleine Schlammteile zu erkennen — unaufhörlich im Kreise. Die Fixierung des Plasmas gelang nicht infolge seiner Zerfließbarkeit, und wegen der Kürze des Auftretens, die die Anwendung weiterer Methoden nicht erlaubte. Es wurden nur Osmiumsäure, Formol und Sublimat versucht. Infolgedessen konnte die Form des Kerns nicht festgestellt werden.

Im System ist *Propygocirrus adhaerens* wohl zwischen *Stichotricha* und *Holosticha* (14) einzureihen, wenn man die fünf Rand- und Bauchcirrenreihen und die beginnende Entwicklung der Aftercirren be-

rücksichtigt. Abweichend von diesen Formen wäre aber die Peristombildung und die geringe Kontraktilität.

Diagnose.

Etwa 60 μ lang und 30 μ breit. Körper von der Fläche eiförmig, das vordere Drittel dorsoventral abgeflacht. Hier auf der Bauchseite links das dreieckige Peristom mit undulierender Membran und neun adoralen Membranellen. Zwei Rand- und Bauchcirrenreihen in Furchen. Die letzte jeder Reihe beginnt, sich zur Aftercirre zu entwickeln. Kernform noch nicht festgestellt.

Holosticha scutellum Cohn.

(Fig. 13 a, b.)

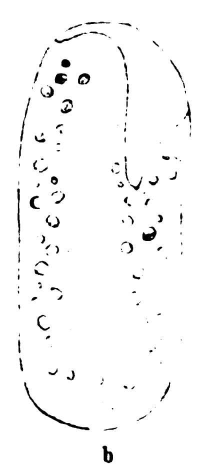
Cohn (4) gibt von diesem Infusor nur unvollständige Abbildungen, denn er hat die Wimperverhältnisse und den Kernapparat nicht erkannt. Die Abbildungen in Kent's Werk sind offenbar von Cohn übernommen. Entz (9) beschreibt 1884 eine *Holosticha* die er für *scutellum* hält, die aber besonders im Fehlen des schwarzen Pigments und in der geringen Kontraktilität Abweichungen aufweist, so daß ich sie auch mit Rücksicht auf den ganz anders gestalteten Kern als eine andere Art ansprechen muß.

Holosticha scutellum trat in Gesellschaft mit gelblichen Exemplaren von *H. ruba* Ehrenberg in einem Behälter des Berliner Aquariums recht zahlreich auf. Manche Exemplare erreichten eine Größe von 100 μ und eine Breite von 40 μ, der Durchschnitt war 75 μ lang und 30 μ breit, Abmessungen, die mit den von Cohn angegebenen im Einklang stehen. Der Körper ist sehr kontraktil, er kann sich z. B. bei Zusatz von verdünntem Formol bis zu einer kreisrunden Scheibe zusammenziehen. Das Tier ist dorsoventral stark abgeflacht, der Rücken wenig gewölbt, die Bauchseite etwas konkav. Die Flächenansicht stellt ein Oval dar, dessen Mitte etwas eingezogen ist; beide Enden sind breit abgerundet, das Vorderende links schräg abgestutzt. Entz beschreibt dagegen diese Abschrägung auf der rechten Seite. Das Peristom läuft über die ganze Stirn und erstreckt sich auf der linken Seite in Form eines Dreiecks bis über den Beginn des zweiten Körperdrittels. Der rechte Rand trägt auf seinem gerade nach hinten verlaufenden Abschnitt eine schmale undulierende Membran. Eine Reihe adoraler Membranellen von rechts zieht über das Stirnfeld bis ans Ende des Peristoms an dessen rechten Rand entlang. Die Membranellen sind sehr schmale

dreieckige Plättchen, die nach dem Peristominnern immer kürzer werden. Die acht ersten von ihnen treten am Vorderende des Tieres deutlich hervor. Diese Zahl entspricht etwa dem Bilde COHN's, während ENTZ bei seiner Form nur fünf angibt.

Zwei Bauchcirrenreihen laufen von rechts vorn beginnend nach der Mittellinie des Körpers und enden in dieser vor dem letzten Körperdrittel, reichen also nicht bis zu den Afterborsten wie bei dem von ENTZ beschriebenen Tiere. Die beiden Randcirrenreihen ziehen vom Peristom aus in kurzer Entfernung vom Körperrande und ihm parallel bis zu den Aftercirren. Die linke Reihe zeigt in Stärke und Entfernung der Cirren voneinander keinen Unterschied von der rechten. Die 8—10 Aftergriffel inserieren in einer schmalen Rinne, die im Bogen nach links hinaufzieht. Die mittleren von ihnen sind am stärksten entwickelt und überragen das Körperende um zwei Drittel ihrer Länge. In der Ruhe werden sie nach hinten gestreckt gehalten und zeigen kurz hinter der Insertionsstelle eine knieartige Biegung.





a b

Fig. 13. *Holosticha scutellum*. a Bauchseite, b Verteilung der Kerne.

Das Entoplasma ist ganz von der dichten grauen bis schwarzen Körnchenschicht des Ectoplasmas verdeckt. ENTZ sagt dagegen:

Das Entoplasma ist ganz farblos und schließt eine große Menge verschiedener großer fettglänzender Körnchen ein. Ich glaube kaum, daß er damit das dunkle Ectoplasma meint, zumal auch seine Abbildung gar nicht darauf hinweist. Undeutlich sichtbar ist aber auch beim lebenden Tier der Kernapparat, der den Hauptunterschied von Entz' stets zweikerniger Form darstellt. Nach Fixierung mit Formol treten die zahlreichen Kernteile durch Alaunkarmin in unregelmäßiger ungefähr kugliger Gestalt hervor. Sie sind gleichmäßig verteilt am Rande angeordnet und lassen nur den Raum um das Peristom und die Körperlängsachse ziemlich frei. Dieser Befund stimmt überein mit den Angaben Gruber's (12), der auch immer nur vielkernige Tiere fand, aber leider auf die übrige Organisation nicht eingeht. Die kontraktile Vakuole liegt wie bei allen Holostichen links in der Körpermitte. Es traten an manchen Tieren Nahrungsvakuolen auf, die eine grüne Färbung zeigten. In einigen der Vakuolen, wo die Verdauung noch nicht vorgeschritten war, glaubte ich einen kleinen Flagellaten zu erkennen.

Nach dem Ergebnis dieser Untersuchung scheint es mir unzweifelhaft, daß es sich hier um dieselbe Form handelt, die Cohn beschreibt, und die auch Gruber gesehen hat. Dagegen ist die Art, die Entz untersucht hat, wohl eine neue, die allerdings in der Art der Bewimperung der ersten ziemlich nahe kommt, die aber vor allem in den Kernverhältnissen und dem farblosen Ectoplasma sich von ihr unterscheidet. Ich möchte für sie den Namen *Holosticha entziella* vorschlagen.

Diagnose von *Holosticha scutellum.*

Länge 50—100 μ, Breite 28—35 μ. Körper sehr kontraktil, gedrungen oval, vorn links abgestutzt. Dorsoventral stark abgeflacht Rücken wenig konvex, Bauchseite etwas konkav. Peristom vorn rechts über die Stirn ziehend, auf der linken Seite ein Dreieck mit gerader, der Mittellinie des Tieres paralleler rechter Seite bildend. Die rechte Dreieckseite trägt eine schmale undulierende Membran. Von den adoralen Membranellen treten acht vorn deutlich hervor. Die beiden Bauchcirrenreihen enden vor dem letzten Körperdrittel 8—10 Aftercirren inserieren in einer schmalen Rinne. Ectoplasma mit schwärzlichem Pigment durchsetzt, Kern aus vielen rundlichen Teilen. Kontraktile Vakuole links seitlich in der Körpermitte.

Amphisia marioni, GOURRET u. ROESER 1888.

(Fig. 14a, b, c.)

In einem Behälter des Berliner Aquariums trat längere Zeit *Amphisia marioni* auf, welche COURRET und ROESER (11) im Mittelmeer um Korsika fanden und 1888 beschrieben haben. Abbildung

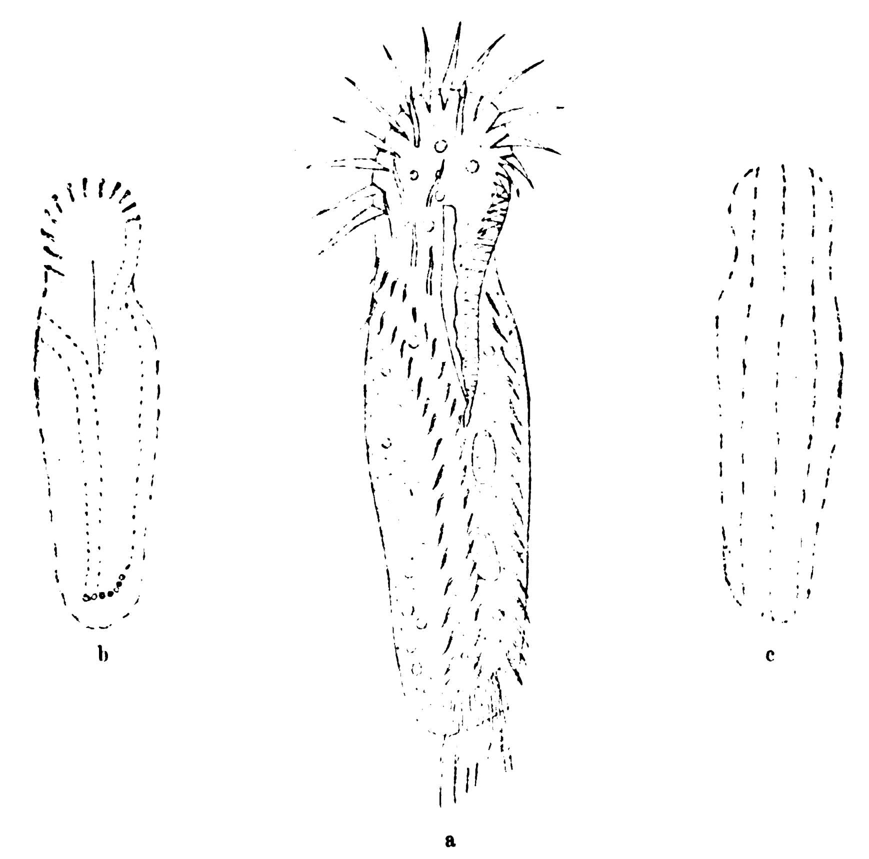


Fig. 14. *Amphisia marioni*.
a Bauchseite, b u. c Lebendfärbung mit Neutralrot, nur die gefärbten Stellen sind gezeichnet.

und Beschreibung zeigen Fehler und Mängel, die eine Neubeschreibung wohl wünschenswert erscheinen lassen.

Das Tier ist 150—200 μ lang und 40—50 μ breit. Der Körper ist langgestreckt, sehr biegsam und ziemlich kontraktil und an beiden Seiten abgerundet. Bei stärkster Streckung kann die Länge bis zum Achtfachen der Breite betragen, gewöhnlich ist das Tier aber vier-

bis fünfmal so lang wie breit und kann sich fast bis zur Hälfte kontrahieren. Das erste Viertel etwa ist durch beiderseitige Einbuchtung abgesetzt, dahinter erscheint die linke Seite leicht ausgebuchtet, dann verjüngt sich der Körper gleichmäßig unter geringer nach innen gerichteter Einschweifung bis zum Ende. Bei seitlicher Ansicht erkennt man die dorsoventrale Abplattung, der Rücken ist konvex, die Bauchseite schwächer konkav. Der vordere Teil tritt auch in der Seitenansicht deutlich hervor, er ist wesentlich flacher als der übrige Körper, was in der Aufsicht schon durch die größere Durchsichtigkeit gegenüber dem anderen dunkleren Teil zu erkennen ist.

In der vorderen Hälfte der Bauchseite liegt das Peristom von fast einem Drittel der Körperlänge. Es reicht nicht ganz bis zum Vorderrand und erstreckt sich in der Breite bis zum Körperrand. Linkerseits zieht der Rand im abgesetzten Vorderteil dicht an der Körperseite entlang. Ein schmaler Raum, der den Peristomrand vom Körperrand trennt, wie ihn G. und R. beschrieben, ist nicht vorhanden; er tritt nur in Erscheinung, wenn das Tier bei Deckglasdruck bestrebt ist, sich zu tordieren, und dabei ein Teil des Rückens sichtbar wird. Hinter der Einschnürung zieht der Peristomrand in leicht geschwungenem flachen Bogen nach rechts bis zur Körpermitte. Von dort reicht der wenig rechts ausgebogene rechte Rand nur ein kurzes Stück. in den Vorderteil hinein. An dem rechten Peristomrand sitzt eine schmale undulierende Membran, die nach der Mundöffnung zu immer schmäler wird. Den linken Rand entlang ziehen zahlreiche Membranellen, die sich nach vorn in eine adorale Zone fortsetzen. Diese umzieht das Vorderende des Tieres und reicht von der rechten Seite bis zur Einschnürung herab. Sie besteht aus 12 Membranellen von bedeutender Länge, die jede an einer breiten Basalleiste inserieren, während bei den Membranellen am Peristomrand diese Leisten wesentlich schwächer sind und nur nach einer Färbung des Tieres deutlicher hervortreten. Der vordere freie Rand vor den Stirnmembranellen, den die Zeichnung Gourret und und Roeser's zeigt, ist gewöhnlich nicht vorhanden. Die Membranellen sitzen vielmehr direkt am Vorderende der Stirn. Bei stärkerem Deckglasdruck wird jedoch der Stirnrücken mitunter noch vorgeschoben, wodurch dann das wiedergegebene Bild entsteht. An die Mundöffnung schließt sich ein kurzer Schlund. Eine Nahrungsvakuole wurde in ihrem Entstehen am Schlund mehrfach beobachtet, dagegen niemals eine kontraktile Vakuole. Nach Gourret und Roeser fehlt sie meistens und liegt sonst im hinteren Rückenabschnitt.

Die sieben Stirncirren stehen in zwei schräg von vorn nach

hinten ziehenden gebogenen Reihen. Davon zählt die obere drei, die untere vier Cirren. Sie sind bedeutend länger als G. und R. sie abbilden, etwa von der Länge der adoralen Membranellen.

Die Bauchseite zeigt drei Reihen kürzerer Cirren. Von ihnen verlaufen zwei, die rechte Randreihe und die mittlere Reihe, parallel zueinander von der rechten Körpereinschnürung in schön geschwungenem Bogen am Peristomrand vorbei und in der Mitte der Bauchseite abwärts bis zu den Aftercirren. Die linke Randcirrenreihe beginnt etwa an der Mitte des linken Peristomrandes und zieht ziemlich dicht am Körperrand entlang ebenfalls bis zu den Aftercirren. Von vorn nach hinten werden die Cirren dieser Reihe allmählich etwas länger und überragen in der hinteren Hälfte bei ihrer Bewegung den Körperrand.

Aftercirren finden sich sieben. Sie überragen um etwas mehr als die Hälfte ihrer Länge das Hinterende des Tieres. Ihre Ansatzstellen liegen im Bogen vom Ende der rechten Randcirrenreihe wenig aufwärts bis an die linke Randcirrenreihe. Man hat den Eindruck, als gingen die Aftercirren direkt in die linken Randcirren über, wenngleich ihre bedeutende Länge — sie werden von rechts nach links nur wenig kürzer — die Übergangsstelle deutlich erkennen läßt.

Die Aftercirren werden beim Vorwärtskriechen, der gewöhnlichen Bewegungsweise, nicht in Anspruch genommen. Beim Zurückschnellen schlagen sie dagegen kräftig einmal und treten anscheinend auch beim Schwimmen in Tätigkeit. Ununterbrochen werden die Rand- und Bauchcirrenreihen in Bewegung gehalten. Es ziehen über sie ständig Wellen hin, wie über ein vom Winde bewegtes Kornfeld. Unregelmäßig und ununterbrochen geschieht das Schlagen der Stirncirren, während die Membranellen der adoralen Zone wieder eine dauernde Wellenbewegung zeigen.

Amphisia marioni kriecht meistens vorwärts, ab und zu unterbrochen von Rückwärtsfahren in ungefährer Länge des Körpers. Schmiegsam windet sie sich durch die Schlammteilchen und läßt dabei die ganze Biegsamkeit und Kontraktilität ihres schlanken Körpers erkennen. Zeitweise beobachtet man dann, wie sie sich mit Hilfe der Aftercirren an einer Stelle festsetzt und dabei den Körper tordiert. Ein Schwimmen läßt sich nur durch starke Berührungsreize auslösen. Es geschieht unter langsamer Drehung um die Körperachse. Ebenfalls durch Reiz wird eine schnelle Rückwärtsbewegung hervorgerufen. Sie wurde beobachtet nach Auflegen des Deckglases und nach Zusatz einer zu starken Lösung von Neutralrot, das aber sehr bald das Zerfließen des Tieres zur Folge hatte.

Das Plasma wird von einer sehr zarten Pellicula umschlossen, die besonders am Vorderende leicht platzt, so daß den Tieren unter dem Druck des Deckglases oft das Kopfende zerfließt. Man beobachtet am festgesetzten Tiere eine leichte Verschiebbarkeit der inneren Plasmateile gegeneinander, die sich dann oft in schnellem Rhythmus hin und her bewegen.

An Einschlüssen finden sich im ganzen Körper verteilt kleine Körnchen unregelmäßiger Form, daneben in der Hauptsache im Vorderteil und am rechten Rand größere dunkel erscheinende Kugeln. Infolge der geringeren Zahl von Einschlüssen erscheint der Kopfteil heller als der übrige Körper, was, wie schon erwähnt, wohl auch mit auf seine stärkere Abflachung zurückzuführen ist. Setzt man unter dem Deckglas Formol in geringer Menge vorsichtig zu, so gelingt die Fixierung des Plasmas. Alaunkarmin läßt dann zwei ovale Kerne hervortreten, die etwa in der Mitte des Körpers in nicht ganz genauer Längsrichtung hintereinander liegen.

Ein schönes Bild erhält man bei der Lebendfärbung mit Neutralrot, die bei genügender Verdünnung des Farbzusatzes unschwer gelingt. Das Körperplasma selbst bleibt dabei nahezu farblos. Dagegen nehmen auf der Bauchseite alle Basalkörnchen und -leisten der Cirren und Membranellen einen rosenroten Ton an. Auf dem Rücken treten drei Reihen aus einzelnen Körnchen bestehender roter Punkte auf, und ebensolche umsäumen den rechten und linken Körperrand und greifen hier noch auf die linke Bauchseite herum. Die Bedeutung dieser Reihen auf dem Rücken ist nicht zu erkennen. Man könnte zunächst annehmen, daß sie in Analogie mit der Bauchfärbung das Vorhandensein von Rückenborsten andeuten, doch sind solche nicht vorhanden.

Aufnahme bestimmter Nahrung wurde nicht beobachtet. Die am Schlund entstehenden Vakuolen enthielten an sichtbaren Bestandteilen nur Schlammteilchen.

Systematisch steht das Tier durch die Anordnung der Bauchcirren in ununterbrochener Reihe und das Vorhandensein von Stirn- und Aftercirren der Gattung *Amphisia* am nächsten. Gourret und Roeser stellen dafür eine besondere Gattung *Amphisiella* auf. Erweitert man aber die Merkmale der Amphisien dahin, daß die Bauchcirrenreihen 1—3 statt wie bisher 2—3 zählen, so läßt sich das Infusor hier gut einordnen. Es würde sich dann an die beiden von Mereschkowsky (16) gefundenen *A. oculata* mit vier und *A. wrzesniowskii* mit 6—7 Stirncirren mit stets 7 Cirren anschließen. Das einzige bekannte Infusor mit ebenfalls nur einer Bauchcirrenreihe ist *Stichotricha secunda* wie sie von Stein beschrieben wird.

Diagnose.

Körper kontraktil und langgestreckt, 150—200 μ lang und 40—50 μ breit. Das erste Viertel durch beiderseitige Einschnürung seitlich abgesetzt. Rückenseite gewölbt und ohne Wimpern und Borsten. Bauchseite abgeflacht. Peristom im ersten Drittel der Bauchseite reicht nicht bis an den Vorderrand. Der linke Rand trägt eine undulierende Membran, der rechte Membranellen, von denen 12 dicht am Vorderrand deutlich hervortreten. Zwei Randcirren- und eine Bauchcirrenreihe. 7 Aftercirren.

Diophrys irmgard nov. spec.

(Fig. 15a, b.)

Ganz zu Beginn meiner Arbeit untersuchte ich dieses größere hypotriche Infusor, und es ist mir gelungen, eine Kultur davon sechs Monate lang zu erhalten, bis sie an einem heißen Tage infolge zu starker Erwärmung zugrunde ging. Die einzige Fürsorge, die ich zur Erhaltung der Tiere anwandte, bestand darin, daß ich alle paar Tage den Schlamm umrührte und etwas frische Luft in das Wasser blies. Das erwies sich als vollkommen ausreichend, und es wäre hier wohl die Möglichkeit vorhanden, bei längerer Züchtung alle Lebensvorgänge eingehend zu studieren, zumal sich die Tiere auch später im Berliner Aquarium immer wieder vorfanden.

Diophrys irmgard wird 90—120 μ lang und 60—80 μ breit. Der Körper ist von der Fläche betrachtet oval mit leichter Einbuchtung der linken Seite. Rechts hinten ist die Rundung ziemlich gradlinig abgeschrägt. Der Rücken ist stark gewölbt. Dicht unterhalb des Stirnrandes geht die Wölbung in eine scharfrandige trapezförmige Erhebung über, die vorn mit steilen Rändern abfällt. Rechts hinten findet sich eine durch eine S-förmige Begrenzungslinie von der Wölbung scharf abgesetzte Vertiefung, in welcher einige Cirren stehen. Die Bauchseite ist flach, nach der Mitte zu sogar ein wenig konkav. Auch sie zeigt links hinten eine Einsenkung, deren S-förmiger Rand sich nach vorn verfolgen läßt, bis zu der Stelle, wo das Peristom vom Körperrand nach innen abbiegt.

Das Peristomfeld ist etwa halb so lang und halb so breit wie der Körper. Sein linker Rand verläuft an der linken Seite des Tieres im Bogen bis hinter die Körpermitte, der rechte Rand geht von da im scharfen Knick gradlinig nach vorn. Dort wo der Peristomrand wieder nach vorn umbiegt, liegt der kurze Schlund. Die adorale Wimperzone beginnt an der rechten Körperseite, wo die

Rundung der Stirn anfängt. Am Stirnrand zählt man sechs dreieckige Membranellen von etwa einem Viertel der Körperlänge. Sie setzen sich in einer Reihe von ungefähr zwanzig Membranellen am linken Peristomrand fort, die nach dem Schlunde hin immer kleiner werden. Alle Membranellen sitzen auf ziemlich breiten Basalleisten, die als stärker lichtbrechende hyaline Streifen ins Auge fallen. Mit Ausnahme der am weitesten links liegenden gehen die sechs Stirnmembranellen von nasenartigen Vorwölbungen aus, deren am weitesten rechts liegende besonders groß und deutlich ausgeprägt erscheint.

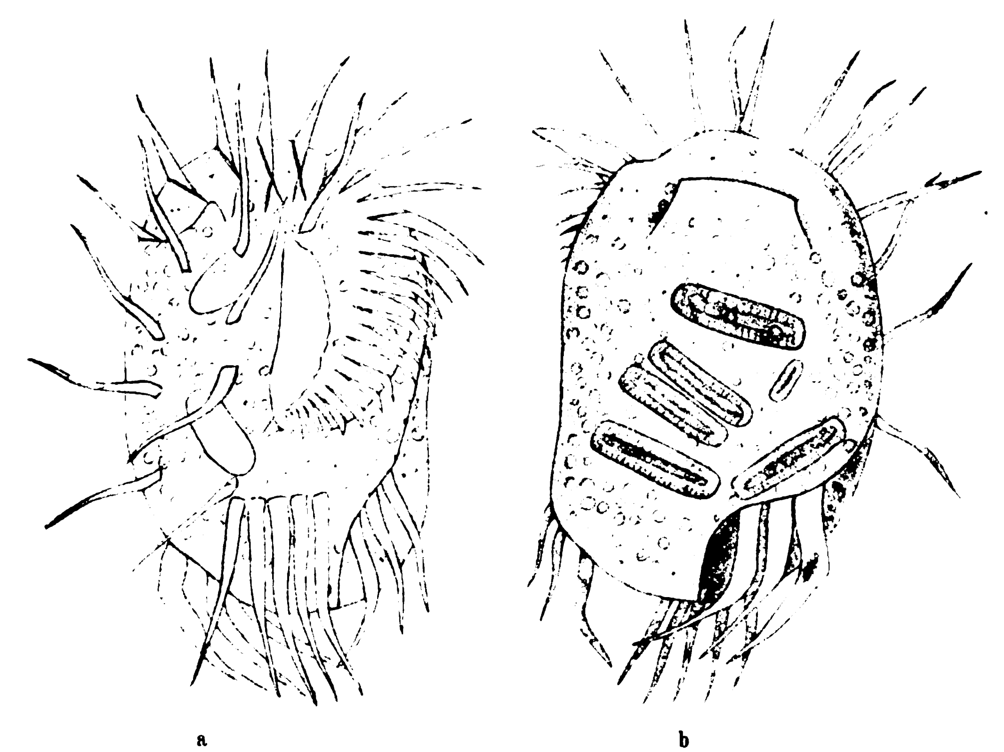


Fig. 15. *Diophrys irmgard.* a Bauchseite, b Rückenseite.

Am rechten Peristomrand inseriert eine undulierende Membran. Ihre Beobachtung ist ziemlich schwierig und nur einigemal beim beginnenden Zerfließen des Tieres gelungen. Sie überdeckt $^2/_5$ des Peristoms und zeigt eine leichte Streifung.

Das Stirnfeld trägt in zwei Querreihen fünf Cirren, drei davon dicht unterhalb der nasenartigen Vorsprünge, zwei weitere dahinter. Diesen letzten beiden folgen zwei Bauchcirren und schließlich in

etwas weiterem Abstand nochmals zwei. Alle Stirn- und Bauchcirren sind im Querschnitt rund und verjüngen sich nach der Spitze.

In gleicher Höhe mit der letzten inneren Bauchcirre inserieren dicht nebeneinander in einer Querreihe die fünf langen Aftercirren. In der Ruhe werden sie etwas nach links gekrümmt gehalten mit Ausnahme der ersten rechten, die hinsichtlich ihrer Funktion eine später zu beschreibende besondere Stellung einnimmt. Mit fast der Hälfte ihrer Länge überragen die Aftercirren das Körperende. Ihr Querschnitt ist ebenfalls rund. Links hinten zeigt die ventrale Seite, wie schon gesagt, eine starke Einbuchtung. Wo diese Abflachung in steilem Anstieg wieder die gewöhnliche Körperstärke erreicht, sitzen seitlich in schräger Reihe etwa auf der Höhe der Ansatzstelle der Aftercirren drei Seitencirren, die in der Ruhelage etwas nach rechts und am Ende wieder nach links gebogen sind.

Alle bisher beschriebenen Wimpergebilde befinden sich auf der Ventralseite. Die drei knieförmig gebogenen Rudercirren entspringen dagegen dorsal und schlagen in dem durch die Abflachung des Rückenschildes rechts hinten ausgespartem Felde. Ihre Ansatzstelle liegt ein wenig hinter der der Aftercirren. Sie sind dorsoventral abgeplattet, so daß ihr Querschnitt ein ganz flaches Oval bildet. Bis zum Knie sind sie gleichmäßig breit und verjüngen sich von da bis zur Spitze. Im übrigen ist die Rückenfläche frei von Cirren und trägt auch keine Tastborsten.

Das Plasma zeigt glashelle Durchsichtigkeit, im Entoplasma geringe Körnelung. Die Pellicula ist sehr zart. Im freien Tropfen auf dem Objektträger zerfließt der Körper, sobald er an die Wasseroberfläche gelangt. An Einschlüssen finden sich gelblich-grün schimmernde Kugeln, die besonders zahlreich gegen den Rand hin auftreten, den abgeflachten Teilen des Tieres aber fast ganz fehlen. Der Kern ist im durch Osmiumsäuredampf konservierten Tier mit Alaunkarmin sichtbar zu machen. Er besteht aus zwei schräg zueinander stehenden Teilstücken länglich-ovaler Form, von denen das eine im vorderen und das andere im hinteren Teil des Körpers liegt. Eine kontraktile Vakuole fehlt.

Rastlos kriechen die Tiere an den Algen und Schlammteilen des Bodens umher. Sie gebrauchen dazu ausschließlich die Stirn- und Bauchcirren, die ständig in unregelmäßiger Reihenfolge bewegt werden. Und zwar greifen die inneren Cirren meist nach vorn, die vier am Rande dagegen seitlich. Die Stirn- und Bauchcirren werden im Vorwärtsbewegen wirksam unterstützt von der ersten rechten Aftercirre, die als Nachschieber dient und sich schon durch ihre

schlanke Gestalt von den anderen vier unterscheidet. Das Vorwärtskriechen wird beim Anstoßen an ein Hindernis unterbrochen durch Rückwärtsschnellen mittels der Aftercirren, wobei der Körper gleichzeitig eine Drehung nach rechts erhält durch seitliches Schlagen der Rudercirre. Beim Schwimmen, das sich durch Anstoßen des Körpers oder Erschütterung des Körpers hervorrufen läßt, dreht sich das Tier nach rechts um die Längsachse. Dabei schlagen die Ruder- und linken Seitencirren, die Aftercirren bleiben unbewegt.

Was die Ernährung anbelangt, so fanden sich in Nahrungsvakuolen rundliche Körper grüner Färbung, die ich für farbstoffführende Flagellaten halte, denn solche traten in großer Zahl im Behälter auf. In einer später untersuchten Kultur waren reichlich grüne Diatomeen vorhanden, und hier schien sich *Diophris irmgard* hauptsächlich von diesen zu nähren. In einem Falle wurde die Nahrungsaufnahme direkt beobachtet. Die Alge wurde langsam unter starkem Schlagen der Membranellen in die Mundöffnung gestrudelt und wanderte dann in einer Nahrungsvakuole unter langsam fortschreitender Auflösung und Entfärbung im Körper umher. Man sieht von diesen Diatomeen, die fast $^1/_4$ der Länge des Tieres messen, meist eine größere Zahl — es wurden bis 10 gezählt — in verschiedenen Stadien der Verdauung im Plasma umherwandern. Fig. 15b zeigt ein Tier, das solche Algen enthält. Ausstoßen von Resten durch einen bestimmten After wurde nicht beobachtet. Es besteht aber die Neigung, die Diatomeen bei stärker werdendem Deckglasdruck aus dem Körper zu entfernen. Das Plasmahäutchen platzt dann an beliebiger Stelle, und die Öffnung schließt sich sofort wieder, ohne daß die Tiere sonst eine Veränderung zeigen. Als Nährstoffspeicherungen sind wohl die schon erwähnten gelbgrünen kugeligen Einschlüsse anzusehen. Es finden sich solche anders gefärbt auch bei anderen Arten der Gattung. Die neue Form gehört der Gestalt ihres Peristoms und der Zahl ihrer Cirren noch zur Gattung *Diophrys*. Die bisher beschriebenen Arten dieser Gattung haben aber alle auf der Bauchseite links hinten nur zwei Randcirren, während *Diophrys irmgard* deren drei besitzt. Die Gattungsdiagnose würde also entsprechend zu erweitern sein. Manche Ähnlichkeiten finden sich mit der *Diophrys hystrix* v. BUDDENBROCK (1), mit der das Tier offenbar eine besondere Untergruppe bildet. Hier wie dort der Gebrauch der fünften Aftercirre als Nachschieber bei der Vorwärtsbewegung und ihre den Bauchcirren angeglichene Gestalt. Ferner ist beiden die Sechszahl der am Stirnrande hervortretenden adoralen Membranellen gemeinsam. Die Unterschiede

sind aber andererseits recht erheblich. *Diophris irmgard* ist schon äußerlich bedeutend größer, hat keine Rückenborsten und eine ganz andere Anordnung der Stirn- und Bauchcirren. Endlich inserieren die Rudercirren nicht seitlich, sondern auf dem Rücken.

Diagnose.

Bis 120 μ lang und 80 μ breit. Körper vorn leicht abgerundet, hinten rechts abgeschrägt. Rückenschild gewölbt und auf der vorderen Abflachung etwas entfernt vom Rande reliefartig in eine trapezförmige Erhebung auslaufend. Adorale Zone um die ganze vordere Rundung. Peristom rechts mit undulierender Membran. Neun Stirn- und Bauchcirren. Fünf Aftercirren, von denen die rechte als Nachschieber benutzt wird, drei linke Seitencirren und drei dorsal eingepflanzte Rudercirren.

Onychaspis aculeata nov. spec.

(Fig. 16 a, b, c, d, e.)

In mehreren Becken des Berliner Aquariums trat in Gesellschaft mit *Onychaspis leptaspis* ein kleines Infusor auf, das ich bei flüchtiger Betrachtung für *Aspidisca turrita* Ehrenberg (7) hielt. Es wies aber nach näherer Untersuchung doch große Abweichungen auf.

Das Tier ist etwa 30 μ lang und 20 μ breit. Sein Körper ist farblos und durchsichtig, und er hat wie bei allen ähnlichen Arten die Form eines unregelmäßigen ovalen Schildes. Die vordere Rundung ist sehr flach, die linke Seite des Hinterendes abgeschrägt. Der rechte Seitenrand zeigt eine gleichmäßige Rundung, der linke dagegen verläuft fast gerade. Die Rückenscheibe ist gewölbt und greift vorn an der linken Seite und am Hinterende wulstartig auf die Bauchseite über. Der Rücken ist in symmetrischer Anordnung von vier Längswülsten überzogen, die vom Vorderrand aus nach der Mitte an Breite und Dicke zunehmen und am Hinterende wieder spitz und flach enden. Alle vier haben voneinander gleichen Abstand. Die beiden mittleren sind etwas mehr als doppelt so breit als die äußeren und sind entsprechend auch stärker gewölbt. Auf der Bauchseite sind sie als zwei helle Streifen deutlich sichtbar. Der linke breite Wulst trägt einen hohen nach rückwärts gekrümmten Fortsatz, der in seiner Form an einen Rosenstachel erinnert und dem Tier die Ähnlichkeit mit *Aspidisca turrita* verleiht. Der Stachel zeigt fein gekörntes durchschimmerndes Plasma mit homogener heller erscheinender Ectoplasmaschicht. Er erhebt sich leicht abgesetzt von dem basalen Längskiel und endet scharf zu-

gespitzt. Bei einigen Exemplaren fehlte die Spitze oder war seitlich geknickt. Eine Vorstellung von Lage und Gestalt der Wülste und des Stachels geben die Figuren b, c und d, von denen b eine

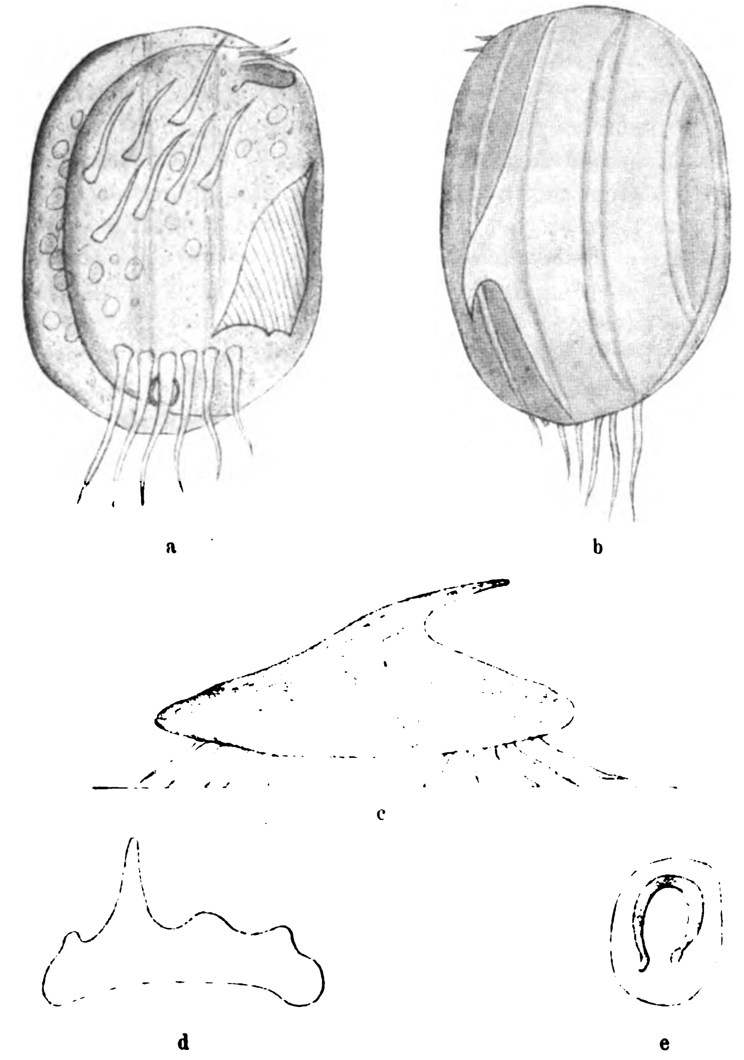


Fig. 16. *Onychaspis aculeata.* a Bauchseite, b Rückenseite, c Seitenansicht, d optischer Querschnitt, e Lage des Kerns.

Rücken-, c eine Seitenansicht und d einen optischen Querschnitt des Körpers darstellt.

Auf der Bauchseite beginnt wenig vor der Körpermitte das

Peristom. Es ist ungefähr dreieckig, scharf konturiert und hat schön geschwungene Linien, die vorn und linksseits in eine Spitze auslaufen, während die untere rechte Zuspitzung durch eine kurze leichtgebogene Linie abgeschnitten ist. Das Peristom wird ganz überdeckt von einer von rechts oben nach links unten gestreiften undulierenden Membran. Diese inseriert am rechten Peristomrand und wird häufig auf- und zugeschlagen. Nach längerem Verweilen unter dem Deckglas löst sich die Membran in freie Wimpern auf, worauf wohl im Verein mit der Querstreifung die Beschreibung der Membran als freie adorale Wimpern bei älteren Autoren beruht. Die Mundöffnung liegt an der hinteren rechten Spitze des Peristoms, wo verschiedentlich die Bildung von Nahrungsvakuolen beobachtet wurde.

Die Bewimperung läßt drei Gruppen erkennen. Vor dem Peristom finden sich nahe dem Vorderrand links vorn drei hintereinandergestellte Cirren. Die beiden vorderen sind schlank mit rundem Querschnitt und beweglich. Sie ragen mit ihren Spitzen über den Körper hinaus. Die dahinterliegende ist kürzer, platt und starr mit breitem abgerundeten Ende. Sie schlägt nur in längeren Zwischenräumen schräg nach vorn. Rees (19) gibt für *Onychaspis leptaspis* an dieser Stelle nur zwei platte Cirren an. Der Annahme, daß die beiden schlanken Cirren der neuen Art durch Ausfaserung des ersten breiten Ciliengebildes entstanden sind, steht jedoch entgegen, daß sie deutlich getrennt stehen und bei allen Exemplaren beobachtet wurden. Die breite hintere Cirre löst sich dagegen nach längerem Verweilen unter dem Deckglas am Ende in eine größere Zahl feiner Fäden auf. Ich möchte die beiden ersten Cirren aus diesem Grunde als selbständige getrennte Gebilde ansehen.

Stirncirren sind sieben vorhanden, die in zwei schrägen Reihen von rechts hinten nach links vorn ziehen. Die erste Reihe wird von drei, die zweite von vier Cirren gebildet. Die sechs Aftergriffel inserieren in gerader Querlinie, die dicht hinter dem Peristom verläuft. Sie nehmen von rechts nach links an Größe ab, die längste unter ihnen überragt das Körperende um etwa die Hälfte ihrer Länge. Die Stirn- und Aftercirren sind es, die das Tier beim Kriechen benutzt. Sie werden dazu einzeln ohne erkennbaren Zusammenhang bewegt. Beim Schwimmen treten dagegen anscheinend nur die Aftercirren in Funktion und schlagen dann einheitlich.

Das Plasma ist durchscheinend und mit kleinen Körnchen durchsetzt. Es finden sich im ganzen Körper größere kuglige Einschlüsse, die sich in auffallender Weise besonders längs des rechten Wulstes auf der Bauchseite anordnen. Nach Fixierung mit Osmiumsäure

wird durch Alaunkarmin ein hufeisenförmiger Kern sichtbar. Seine Rundung ist nach der Vorderseite zu gelegen, die beiden Enden nähern sich etwas und werden dann schlanker, zeigen aber zum Schluß wieder eine kleine Verdickung. Unter der dritten Aftercirre liegt an dem übergreifenden Wulst des Rückenschildes die pulsierende Vakuole.

Onychaspis aculeata ist in ihren Bewegungen sehr unruhig. Man findet sie keinen Augenblick in Ruhe. Stets läuft sie hastig an den Schlammteilchen entlang und legt dazwischen, besonders nach Beunruhigung, kürzere Strecken schwimmend unter Rotation um die Längsachse zurück.

Mit *A. turrita* hat das Infusor den Stachel gemein, unterscheidet sich aber sonst in vielen Punkten. Der Rücken wird für *A. turrita* bis auf den Stachel glatt angesehen. Es fehlen demnach die vier Längswülste. Eine andere Abweichung bilden das erst in der Körpermitte beginnende Peristom und die davor liegenden Cirren. Wegen dieser beiden letzten Merkmale ist das Tier zur Untergattung *Onychaspis* zu stellen. Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf die Unterscheidung der beiden Untergattungen *Aspidisca* etwas näher eingehen. Bei der Untersuchung von *O. aculeata* hatte ich zunächst auch den Eindruck, als ob das Peristom sich bis an das Vorderende erstreckt, indem ich die vorderen Cirren für Teile der undulierenden Membran hielt. Der Übergang vom hinteren zum vorderen breiten Teil des Peristoms ist nun bei den Aspidiscaarten stets sehr schmal abgebildet. Es scheint mir deshalb nicht ausgeschlossen, daß bei genauer Nachuntersuchung sich auch bei den Aspidiscaarten die vorderen Cirren finden werden und damit der bisherige Unterschied der Untergattungen wegfallen würde. Der Gedanke liegt um so näher, als die Angaben sich fast durchweg auf ältere Autoren stützen, denen die heutigen guten Mikroskope nicht zur Verfügung standen. Leider habe ich keine Aspidiscaart zu Gesicht bekommen und konnte deshalb die Richtigkeit meiner Vermutung nicht nachprüfen.

Diagnose.

Körper helldurchsichtig, bis 30 μ lang und 20 μ breit. Rückenseite von 4 Längswülsten durchzogen, von denen der zweite von links einen nach rückwärts gekrümmten Stachel trägt. Gestalt in der Aufsicht oval, vorn abgeflacht, linke Rundung hinten abgeschrägt. Peristom mit geschweiften Rändern. Davor zwei längere runde und eine platte Cirre. Sieben Stirncirren in zwei schrägen Reihen, von denen die vordere drei, die hintere vier Cirren zählt. Sechs Aftercirren. Kontraktile Vakuole unter der dritten Aftercirre.

Literaturverzeichnis.

1) Buddenbrock, W. v.: Beobachtungen über einige neue oder wenig bekannte marine Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 1920.
2) Bütschli, O.: Infusoria. Bronn's Klassen u. Ordn. Bd. 1c 1887—1889.
3) Claparède u. Lachmann: Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. 1858—61.
4) Cohn, F.: Neue Infusorien im Seewasseraquarium. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16 1866.
5) Daday, E.: Ein kleiner Beitrag zur Infusorienfauna des Golfes von Neapel. Mitteil. d. zool. Station Neapel Bd. 6 1886.
6) Dujardin, F.: Histoire nat. des Zoophytes Infusoires. 1841.
7) Ehrenberg, C. G.: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. 1838.
8) Entz, G.: Über einige Infusorien des Salzteiches von Szamosfalva. Termeszetrajzi Füzetek Bd. 3 1879.
9) — Über die Infusorien des Golfes von Neapel. Mitteil. d. zool. Station Neapel Bd. 5 1884.
10) Gourret et Roeser, P.: Les Protozoaires du Vieux-Port de Marseille. Arch. Zool. exp. Bd. 4 1886.
11) — —: Contributions à l'étude des Protozoaires de la Corse. Arch. de Biol. Bd. 8 1888.
12) Gruber, A.: Über Kern und Kernteilung bei den Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40 1884.
13) —: Neue Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33 1880.
14) Hamburger, Cl. u. W. v. Buddenbrock: Ciliata mit Ausschluß der Tintinnoidea. Nordisches Plankton. K. Brand u. C. Apstein. 15. Lieferung. 1911.
15) Kent, W. S.: A Manual of the Infusoria. 1880—82.
16) Mereschkowsky, C.: Studien über Protozoen des nördlichen Rußland. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16 1879.
17) Möbius, K.: Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht. Arch. f. Naturgeschichte 1888. I.
18) Perty, M.: Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. 1882.
19) Rees, J. van: Zur Kenntnis der Bewimperung der hypotrichen Infusorien. Amsterdam 1881.
20) Savi, L.: Nuovi Ciliofori appartenenti alla microfauna del lago-stagno craterico di Astroni. Monit. zool. ital. Anno 24 1913.
21) Schewiakoff, W.: Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Bibliotheca Zoologica H. 5 1889.
22) —: Über die geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mem. acad. imp. sc. Petersburg Bd. 41 1893.
23) Schmidt, W. J.: Bursella spumosa. 1921.
24) Stein, Fr.: Der Organismus der Infusionstiere. 1859.
25) —: Über die in der Ostsee bei Wismar beobachteten Infusorien. Abh. der böhm. Ges. der Wissensch. Bd. 10 1859.

Kleinere Mitteilungen.

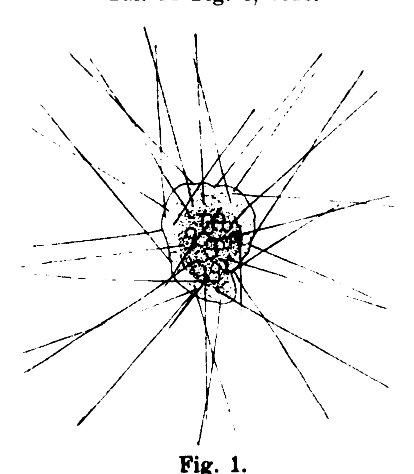
Neue oder wenig bekannte Protisten. VIII.
Neue oder wenig bekannte Flagellaten. VII.

(**A. Pascher**, Prag.)

(Hierzu 8 Textfiguren mit 28 Einzelfiguren.)

Rhizochrysis limnetica G. M. Smith.

G. M. Smith: Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Part. I. Wiscons. Geol. and Nat. Hist. Survey Bulletin No. 57, Scientific. ser. No. 12 S. 77, Taf. 14 Fig. 6, 1921.


Fig. 1.
Rhizochrysis limnetica G. M. Smith.

Zellen einzeln, frei treibend, ohne besondere Differenzierung eines deutlichen Periplasten mit zahlreichen, sehr zarten, basal nicht verdickten, nach allen Seiten hin radiär ausstrahlenden, doppelt zelllangen unverzweigten Pseudo(Axo)podien. Zellen annähernd kugelig, mit einem großen, goldbraunen Chromatophoren und sehr zahlreichen kontraktilen Vakuolen.

Zellen 35—45 μ groß. (Fig. 1.)

Von zahlreichen Stellen der Seen Wiskonsins, als Euplanktont.

Ist durch die charakteristischen Axopodien wie auch durch die Größe, und die zahlreichen kontraktilen Vakuolen von anderen *Rhizochrysis*-Arten verschieden.

Spirodinium vorticella J. Woloszynska.

J. Woloszynska: Neue Peridineen-Arten, nebst Bemerkungen über den Bau der Hülle bei *Gymno-* und *Glenodinium*. Bull. de l'Acad. d. scienc. Cracovie, Clape d. sc. math. et nat. série B scienc. nat. Avril. Juin 1917 p. 117, Tafel XII Fig. 19—22, XIII, F.-H.

Zellen asymmetrisch, dorsoventral deutlich abgeplattet, so lang wie breit. Querfurche tief, sehr stark spiralig linkswindend; Längsfurche eng und tief, rinnenförmig, weit auf den antapikalen Teil übergreifend und erst kurz vor dem Basalende endend. Der rote Augenfleck in der Längsfurche, zwischen Anfang und Ende der Querfurche. Epivalva helm- oder glockenförmig, bei weitem größer als die abgerundete oder kegelförmige Hypovalva. Hülle sehr zart, wahrscheinlich aus Platten zusammengesetzt. Chromatophoren fehlend, Stärkekörner zahlreich. Kern länglich, gewöhnlich im linken Vorderteil der Zelle. Ernährung animalisch: *Trachelomonas*-Arten, *Stephanodiscus*, *Navicula*, Protococcaceen: *Tetraëdron*, *Trochiscia* u. a. wurden beobachtet.

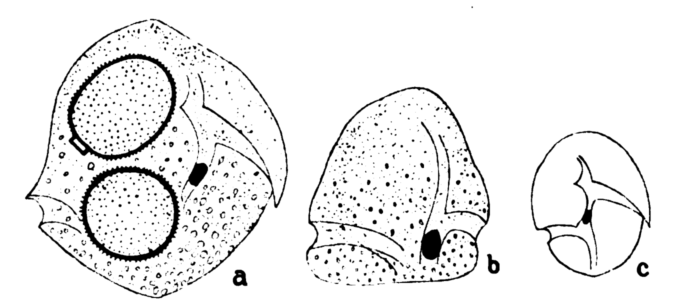


Fig. 2. *Gymnodinium Vorticella* Wol. a typische Form; b Form mit breit abgestutzter Hypovalva; c ein kleines Individuum nach mehreren Teilungen, sieht dem *Gymnodinium Vorticella* Stein ähnlich.

Die Hülle öffnet sich auf der Epivalva. Dauerzellen wurden nicht beobachtet.

Größe bis 20 μ; doch kommen auch ganz kleine Formen vor. (Fig. 2.)

Außer der typischen Form kommen auch Formen mit abgeflachter oder sogar konkaver Hypovalva vor.

Aus Lehmgruben bei Lemberg. Oft massenhaft.

Gymnodinium hiemale J. Woloszynska.

J. Woloszynska a. a. O. p. 118; Taf. XI Fig. 4.

Zellen fünfeckig, abgeplattet. Querfurche links windend, einen ganzen Umgang beschreibend. Längsfurche auf die Hypovalva beschränkt. Hypovalva im Umriß trapezförmig, oft leicht eingeschnitten Hülle aus zahlreichen sechseckigen, fein areolierten, oft mit kleinen punktförmigen Verdickungen bedeckten Platten zusammengesetzt, deren Nähte deutlich sind. Chromatophoren braun, zahlreich. Kern oval oder rundlich im vorderen Teile. Augenfleck fehlt. Die Hülle öffnet sich auf der Vorderseite.

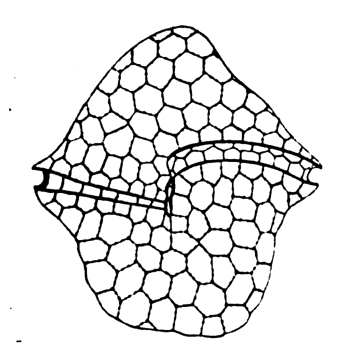


Fig. 3. *Gymnodinium hiemale.*

Größe 45 μ lang, 40 μ breit, oft kleiner. (Fig. 3.)

Galizien: Dublany; im Plankton der Teiche oft massenhaft; ausgesprochene Winterform.

Gymnodinium Woloszynskae Pascher nov. spec. = *Gymnodinium carinatum* Schilling var. *hiemalis* J. Woloszynska.

J. Woloszynska a. a. O. p. 118; Taf. XI Fig. 1 u. 2, Taf. XII Fig. 12.

Zellen oval. Epivalva wenig, Hypovalva stark dorsoventral abgeplattet. Die abgerundete Epivalva kleiner als die kegelförmige,

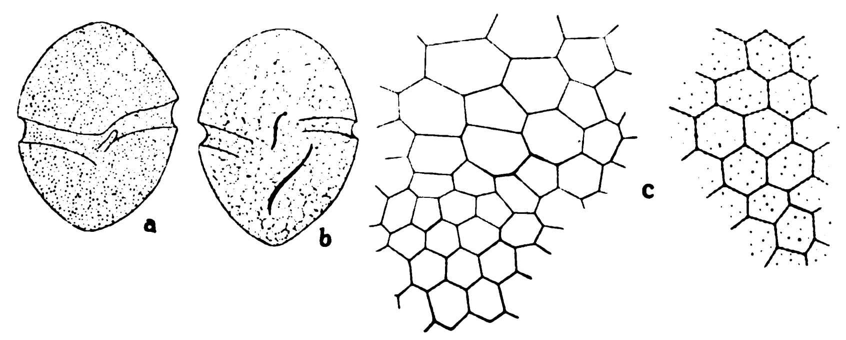


Fig. 4. a u. b *Gymnodinium Woloszynskae*; c Vorderansicht der Hülle.

etwas verschmälerte, am Scheitel abgeflachte Hypovalva. Die Form der Zellen aber sehr veränderlich. Querfurche linkswindend. Längsfurche auf die Hypovalva beschränkt, tief eingeschnitten, mit besonders auf der linken Seite vorgewölbten Rändern. Hülle sehr

zart, aus zahlreichen sechseckigen, fein areolierten, oft mit punktförmigen Verdickungen versehenen Platten bedeckt. Kern oval, zentral oder im Vorderteile der Zelle. Augenfleck fehlt. Die Hülle öffnet sich auf der Epivalva. Dauerzellen oval, mit glatter Membran. Ende März nach der Schneeschmelze ausgebildet.

Länge 35 μ, Breite 28 μ, doch auch viel kleiner. (Fig. 4.)

Bis jetzt in Teichen und kleinen Gewässern um Lemberg; ebenso aus böhmischen Teichen. Typisch oligotherm. Meist massenhaft auftretend.

Woloszynska sagt, es sei sehr wahrscheinlich, daß diese Form keine Varietät, sondern eine neue Art ist. Ich habe diese Form bereits wiederholt, oft als massenhaften, oligothermen Winterplanktonten gesehen und glaube nicht, daß sie mit *Gymnodinium carinatum* näher verwandt ist. Sie unterscheidet sich von diesem nicht nur morphologisch, sondern auch durch seine Oligothermie, also biologisch. Ich hatte sie als *Gymnodinium hiemale* notiert, nun hat Woloszynska bereits eine andere Form mit diesem Namen beschrieben, sie mußte daher eine Umbenennung erfahren. Der genauen und erschöpfenden Beschreibung Woloszynska's habe ich nichts hinzuzufügen.

Gymnodinium leopoliense.

J. Woloszynska a. a. O. p. 119; Taf. XI Fig. 6, Taf. XIII c—e.

Zellen sehr stark dorsoventral abgeplattet, fast scheibenförmig. Epivalva etwas größer als die Hypovalva, beide breit abgerundet

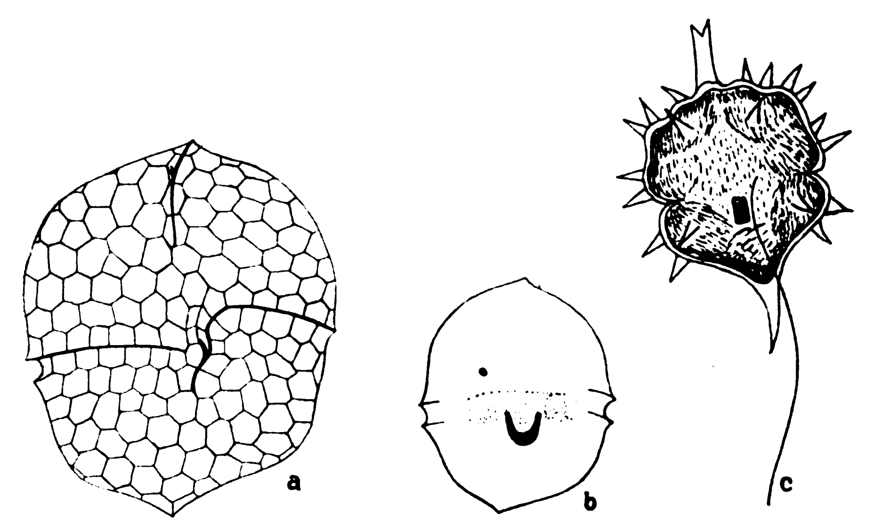


Fig. 5. a *Gymnodinium leopoliense*; b Bauchansicht; c Cyste noch nicht völlig ausgebildet, Basalgeißel und Augenfleck noch vorhanden.

und an den Scheiteln leicht zahnförmig vorgezogen. Zellen ganz flach, gegen die Bauchseite fast nicht gekrümmt. Querfurche leicht linkswindend, mit einem ganzen Umgange. Längsfurche nur auf der Hypovalva. Hülle aus kleinen, seckseckigen Platten zusammengesetzt, mit einer schiefen Leiste auf der Epivalva. Membran zart, areoliert, mit kleinen punktförmigen Verdickungen. Kern länglich, hufeisenförmig, zentral oder etwas hinter der Querfurche gelegen. Augenfleck rot, hufeisenförmig, in der Längsfurche. Die Hülle öffnet sich auf der Epivalva. Dauerzellen stachelig, im Querschnitt viereckig, je ein großer Stachel vorn und hinten.

Länge 40 μ. (Fig. 5.)

Durch die platte, dünne Gestalt dem *Glenodinium tenuissimum* sehr nahestehend. Im Gegensatz zu diesem aber eine Sommerform.

Galizien: Teiche und Lehmgruben um Lemberg. Auch aus Böhmen beobachtet: Altwässer bei Prag.

Gymnodinium coronatum J. Woloszynska.

J. Woloszynska a. a. O. p. 120; Taf. XI Fig. 10—19, Taf. XIII I—L.

Zellen kugelig. Valven gleich groß. Querfurche undeutlich linkswindend, Längsfurche auf der Hypovalva tief eingeschnitten. Augenfleck rot, klein, undeutlich hufeisenförmig. Hülle aus kleinen sechseckigen Platten zusammengesetzt. Die Platten der Hypovalva rings um die meist sechseckige Antapikalplatte angeordnet. Auf der Epivalva eine schiefe Leiste. Nähte deutlich. Chromatophoren zahlreich, rötlich-braun. Kern oval, fast zentral. Dauerzellen ziegelrot, stachelig, im Querschnitt dreieckig. Bei der Keimung entstehen bis 8 (10 μ lange) Schwärmer. Platten sehr zart areoliert. Die Hülle öffnet sich auf der Epivalva.

Länge 30 μ, Breite 25 μ. (Fig. 6.)

In Lehmgruben, Moorsümpfen, Teichen selten. Lemberg.

Die Varietät *glabra* J. Woloszynska a. a. O. p. 121 — Taf. XI Fig. 20, 21 — hat keine mediane Antapikalplatte und erscheint daher mehr abgeplattet. Platten sehr zart, streifenartig areoliert. (Fig. 7.)

In Lehmgruben, Moorsümpfen, wie die Art, dort selten.

Chlamydomonas epiphytica G. M. Smith.

G. M. Smith: Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Part I. Wisconsins Geolog. and Nat. Hist. Survey. Bullet. No. 57, Scient. ser. No. 12 p. 91, Taf. 16 Fig. 11—13.

Zellen sehr breit birnförmig, basal breit abgerundet, vorn rasch zusammen- und kurz vorgezogen, mit einer deutlichen Membran-

Fig. 6. *Gymnodinium coronatum.* a Bauchansicht der Hülle; b Epivalva; c, d, e Hypovalva mit verschiedener Plattenanordnung; f, g Hüllen von der Rückenseite; h Bauchansicht; i Bildung von 8 Tochterzellen; k Dauerzelle.

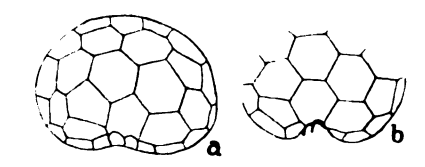
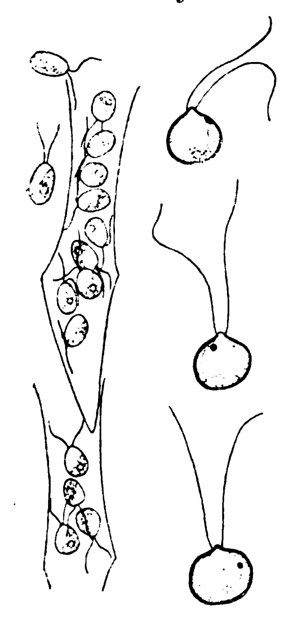


Fig. 7. *Gymnodinium coronatum* var. *glabra.* a Hypovalva; b einige ihrer Platten.

papille. Hülle deutlich. Chromatophor breit topfförmig, mit basalem, deutlichem Pyrenoid und einem Augenfleck, der in der vorderen Hälfte oder vorderem Drittel gelegen ist und scheibenförmig ist. Geißeln zweimal körperlang. Vermehrung, Fortpflanzung und Cysten nicht beobachtet. In einem unbeweglichen Stadium, jedoch ohne die Geißeln und oft auch die Geißeln nicht verlierend, in der Gallerthülle einer Microcystis.



Zellen 8—9 μ lang, 7—8 μ breit. (**Fig. 8**, die drei rechts übereinander stehenden Formen.)

Als Euplanktont in den Seen Wisconsins.

Fig. 8. *Chlamydomonas epiphytica. Chlamydomonas Dinobryonis.*

Chlamydomonas Dinobryoni(s) G. M. Smith.

G. M. Smith a. a. O, wie die vorige Art, p. 91. Taf. XVI Fig. 5—7.

Zellen ausgesprochen ellipsoidisch, beiderseits schön abgerundet, manchmal leicht birnförmig, wenn nicht zugespitzt. Chromatophor seitenständig, über das Basalende herübergreifend, vorn oft bis fast an die Geißelbasis reichend, mit einem deutlichen, meist etwas seitenständigen Pyrenoid. Geißeln annähernd zweimal körperlang. Augenfleck und kontraktile Vakuolen, ebenso wie Teilung, Fortpflanzung und Ruhezustände kamen nicht zur Beobachtung.

Diese *Chlamydomonas*-Art lebt meistens in großer Anzahl in den leeren Gehäusen der *Dynobrion*-Kolonien, seltener ist sie freischwimmend.

Länge der Zellen 2—3 μ, Breite 3,5 μ. (Fig. 8, zwei Dinobryon-Gehäuse mit *Chl. Dinobryonis*, zwei *Chl. Dinobryonis*-Individuen, vergrößert daneben links.)

Aus den Seen Wisconsins. Ich habe diese *Chlamydomonas*-Art bereits wiederholt im mitteleuropäischen Plankton beobachtet.

Besprechungen.

F. Alverdes: Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung. Arb. a. d. Gebiet der exper. Biol., herausg. von Prof. Dr. J. SCHAXEL, Heft 3. Berlin 1922 (Gebr. Bornträger).

Hauptuntersuchungsobjekt ist *Paramaecium caudatum*, daneben werden auch *P. aurelia*, *bursaria* und *Stentor polymorphus* zum Vergleich herangezogen. Zuerst werden einige ergänzende Beschreibungen der äußeren Körpergestalt gegeben und eine einheitliche Orientierung festgelegt. Dann bespricht Verf. die normale Lokomotion: sie ist keine einfache linksläufige Spirale, wie JENNINGS angibt, sondern das Vorderende beschreibt meistens eine etwas weitere Spirale als das Hinterende. Diese Bewegung wird bei Zerschneidung meist beibehalten. Gelegentlich kommt auch rechtsläufige Spiralbewegung vor; experimentell kann sie stets durch Übertragung der Tiere in ein Medium von höherer Viskosität (Quittenschleim, Gelatine, Traganth, Semen psylli usw.) erzwungen werden. Dann wird das starre Cilienbüschel am Hinterende (Endschopf) studiert; daß es wirklich echte, wenn auch unbewegliche Cilien sind, zeigt ihr Verhalten bei der Regeneration. Verf. hat die wertvolle Entdeckung gemacht, daß Paramäcien bei Übertragung in 0,1 proz. Chloralhydratlösung im Laufe von 24 Stunden sämtliche Cilien abwerfen, ohne im übrigen geschädigt zu werden. Bei Rückversetzung in frisches Wasser beginnt nach 3 Stunden die Regeneration sämtlicher Cilien, wobei sich der Endschopf genau so verhält, wie diese; anfangs sind seine Cilien wohl etwas beweglich, werden aber bald ganz starr.

In den drei folgenden Abschnitten wird die Bewegung der einzelnen Wimpern am sich bewegenden und ruhenden Tier, sowie nach Isolierung genau analysiert. Hierbei kommt Verf. zu folgenden Resultaten: 1. Jede Cilie kann in beliebiger Richtung schlagen, doch werden gewisse Hauptrichtungen bevorzugt. 2. Die Bewegung der Cilien ist solange koordiniert, als sie untereinander durch Plasma in Verbindung stehen; isolierte Cilien, die (z. B. bei der hyalinen Tropfenbildung) nur auf einer gemeinsamen Pellicula aufsitzen, schlagen autonom. 3. Die Reizbeantwortung erfolgt

nicht direkt durch die Cilie, sondern auf dem Umweg über das Protoplasma, welches als „nervöses Zentralorgan“ aufzufassen ist und die koordinierten Impulse erteilt. Ferner wird die aktive Veränderung der Körpergestalt kurz berücksichtigt, die durch Pellicularkontraktion zustande kommt. Der nächste Abschnitt bringt in mehr oder weniger lockerem Zusammenhang Beschreibungen der Veränderungen, die sich an den Paramäcien bei Einwirkung verschiedener Chemikalien abspielen, meist ohne jeden Deutungsversuch. (Dies, sowie die des öfteren mitgeteilten einmaligen Versuchsresultate, die sich bei Wiederholung des Versuchs „leider nie wieder“ einstellten, kann nicht wundernehmen, wenn man auf S. 38 folgende Stellungnahme des Verf. zur experimentellen Methode in der Sinnes- und Reizphysiologie zur Kenntnis nimmt: „An sich ist es gewiß nicht ohne Interesse, einen Organismus in einem ‚unnatürlichen‘ Medium zu beobachten, denn oft lassen sich hieraus gewisse Schlüsse auf das Zustandekommen der Lebensäußerungen im gewohnten Milieu ziehen. Doch hat die natürliche Umwelt eines vor der künstlichen voraus: der Organismus ist an sie angepaßt, an letztere dagegen nicht und vermag auch vielfach nicht, sich regulativ umzustellen. Beobachten wir also einen Organismus in einer von uns geschaffenen fremdartigen Lebenslage, so sind die zutage tretenden Reaktionen ohne Zweifel unter allen Umständen von Interesse. Es fehlt ihnen jedoch vielfach das eine Wichtige: sie sind für das Individuum ohne biologische Bedeutung; sie tragen oft nicht den Charakter des Regulatorischen, da phylogenetisch die Anpassungsfähigkeit an eine solche Situation sich mangels entsprechender Lebenslage in der Natur unmöglich herausbilden konnte. Das Individuum leidet also in geringerem oder höherem Grade Not und geht meist mehr oder weniger rasch zugrunde. Damit fehlt meines Erachtens allen solchen Reaktionen das Charakteristische, was die belebte Welt vor der unbelebten auszeichnet.“)

Das einzige positive Resultat dieses Abschnittes ist: die Paramäcien lassen sich mit den angewandten Mitteln (Alkohol, Äther, Chloroform, Chloreton, Cocaïn, Magnesiumsulfat) nicht narkotisieren, sondern gehen einfach zugrunde.

Die nun anschließenden Beobachtungen über Reizbeantwortung ergaben eine Fülle von Bewegungen, die in dem von Jennings aufgestellten Schema keinen Platz finden sollen: Bogenbewegungen, Abkürzungen der „Suchbewegung“, geradlinige Bewegung auf das Ziel usw. Auch die Bewegung von Conjugationspärchen wird kurz gestreift, bei diesen kommt eine neue Bewegung, nämlich Fluchtbewegung bei rechtsläufiger Rotation vor. Verf. glaubt, die gerichteten Bewegungen auf eine Unterschiedsempfindlichkeit zurückführen zu können. Zerschneidungsversuche zeigten, daß die Empfindlichkeit für chemische und thermische Reize im Vorderende lokalisiert ist. Die Grenze ist ungefähr in der Höhe des Cytostoms gelegen, sie liegt für chemische Reize etwas weiter nach hinten als für thermische. Im 10. Kapitel „Bemerkungen über Galvanotropismus“ will Verf. in die „meines Erachtens ziemlich festgefahrene Diskussion über dieses Thema ein paar neue Gedanken bringen“.

Im theoretischen Schlußkapitel diskutiert Verf. das gewonnene Tatsachenmaterial in ziemlich aphoristischer Weise unter Bezugnahme auf

die JENNINGS'sche Auffassung und endigt mit einer heftigen Polemik gegen die LOEB'sche Tropismenlehre, die entschieden abgelehnt wird (ohne zunächst auf sie genügend einzugehen, was auch für die verschiedenen Ausfälle gegen JENNINGS gilt; auch bei diesen versucht Verf. nie nachzusehen, wie weit seine eigenen Feststellungen in das JENNINGS'sche Schema hineinpassen oder wie weit dieses einer Erweiterung bedarf, sondern er verwirft es als völlig unzureichend, ohne mehr an dessen Stelle zu setzen, als mehr oder weniger selbstverständliche Aussprüche allgemeinster Art: „der Organismus überhaupt ist für mich also kein Automat und keine Maschine"; „es gibt keinen lebenden Organismus, welcher ohne sein Milieu existieren könnte, wie der ausgestopfte Balg im gläsernen Museumsschrank", „es stehen ihm (*Paramaecium*) bei seinen lokomotorischen Reaktionen eine ganze Skala von Variationsmöglichkeiten zur Verfügung, ähnlich wie den höheren Organismen" usw. Allerdings kann man darüber verschiedener Meinung sein, ob man dem erstrebten (?) Ziel, Gesetzmäßigkeiten in der belebten Welt aufzudecken, dadurch näher kommt, daß man eine [wenn auch zu primitive] Ordnung zu schaffen sucht und provisorische Schemata aufstellt, oder indem man darauf verzichtet und sein Interesse nur der Registrierung der verwirrenden Fülle der Erscheinungen widmet, und immer wieder deren Kompliziertheit mit einer gewissen Liebe betont.)

Die Arbeit hätte eine so ausführliche Besprechung nicht beansprucht, wenn das gewonnene Tatsachenmaterial einfach und bündig mitgeteilt worden wäre. Da dies jedoch auf 120 Seiten in behaglicher Breite und nicht stets leicht lesbarer Form geschieht, so darf wohl an eine Veröffentlichung, die in so anspruchsvollem Gewande auftritt (ich entnehme dem Programm des Herausgebers folgende Sätze: „Systematische Forschungen in monographischer Behandlung wollen auf Grund gerechtfertigter Fragestellungen die neuen Einzelergebnisse in den Zusammenhang der Allgemeinen Biologie stellen" oder: „In diesem Sinne stehen die Arbeiten jeder Art von groß angelegten Originaluntersuchungen offen . . ." und dem Vorwort des Verf. „und in diesem Sinne möge die Schrift . . . einen neuen Anfang bedeuten") ein strengerer Maßstab angelegt werden. Der einzige gemeinsame Gesichtspunkt, den die Arbeit erkennen läßt, wurde schon oben gestreift, das Bestreben, die JENNINGS'schen Befunde möglichst oft zu korrigieren und der ständige Hinweis auf die Kompliziertheit der Phänomene; ob man aber einen Demolierungs*versuch* als „neuen Anfang" bezeichnen darf? Das Buch ist in mehr als einer Hinsicht ein Zeichen unserer bücherproduzierenden Zeit. KARL BĚLAŘ.

W. Nöller: Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Tiere. I. Teil: Einführung in die allgemeine Kenntnis und die Untersuchung der parasitischen Protozoen, und Abschnitt 1: Die parasitischen Rhizopoden. 272 Seiten, 113 Abb., 3 farbige Taf. (I. Band von: Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere.) Berlin 1922, R. Schoetz. Preis geheftet 150 Mark.

Das vorliegende Buch will die beiden Lehrbücher der Protozoenkunde (DOFLEIN und HARTMANN-SCHILLING) dahingehend ergänzen, daß

es auf die einzelnen Arten möglichst ausführlich eingeht und so ein vollständiges Bild der Parasitenfauna in allen Einzelheiten liefert. Nach dem hier besprochenen Teil zu schließen, ist diese Aufgabe als restlos gelungen zu betrachten. Deshalb soll auf den speziellen Teil, in dem außer den eigentlichen Parasiten auch noch Kotbewohner und Darmpassanten sowie diesem nahestehende Formen behandelt werden, nicht näher eingegangen werden. Die parasitischen und die ihnen nahestehenden Formen sind in einer Vollständigkeit aufgeführt, wie bisher wohl in keinem zusammenfassenden Werk; die Anordnung folgt dem üblichen System, das reichliche Abbildungsmaterial ist, soweit es Originale sind, vortrefflich und das Literaturverzeichnis von angenehmer Vollständigkeit und Genauigkeit. Die gesamte Darstellung macht einen höchst zuverlässigen Eindruck, ohne dabei in allzu kritische Einseitigkeit zu verfallen.

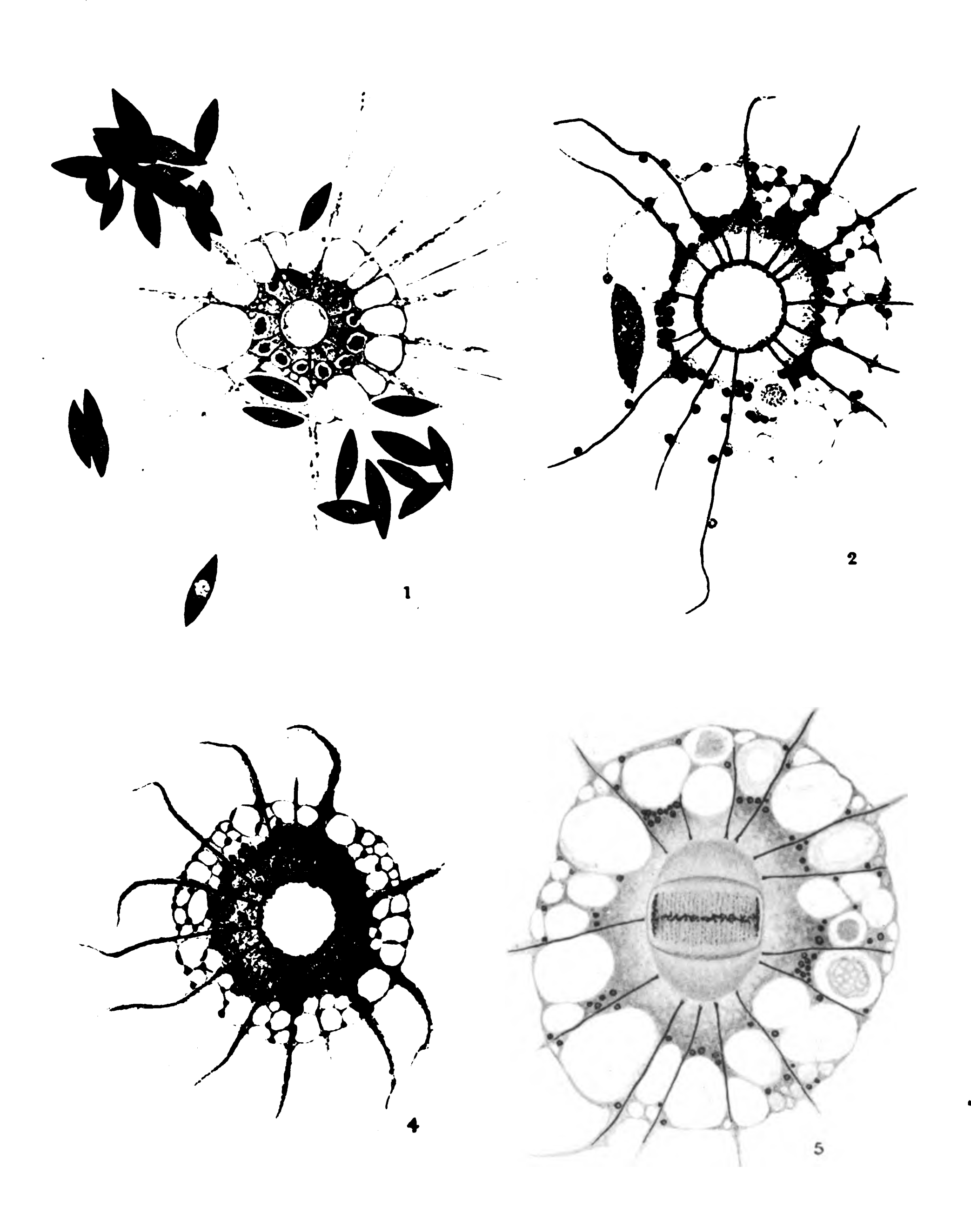
Der allgemeine Teil ist, da auf die Lehrbücher von DOFLEIN und HARTMANN-SCHILLING verwiesen wird, kurz gefaßt und zum Teil sichtlich unter diagnostischen Gesichtspunkten zusammengestellt. Über Morphologie und Physiologie wird in ganz kurzen Kapiteln das Nötigste mitgeteilt; ausführlich ist nur der Abschnitt „Kernteilung“, mit dessen Fassung Ref. sich nicht ganz einverstanden erklären kann. Schon die Klassifizierung der Kernteilungstypen: 1. Teilung der massigen Kerne, 2. Promitose, 3. Mitose der Caryosomkerne, 4. Mitose von Kernen mit Amphinucleolus ist nicht gerade angetan, die Materie Fernerstehenden klarzumachen. Und die Breite, mit der die Kategorien 2 und 3 (im wesentlichen die Kernteilungen der Amöben und Thecamöben) behandelt werden, wobei eine ganze Reihe anderer Kernteilungstypen (Coccidien, Haplosporidien. Euglenoideen, Heliozoen, Dinoflagellaten, Trichonymphiden, Ciliaten) fast unter den Tisch fällt, muß unbedingt ein schiefes Bild dieser Vorgänge bei jedem hervorrufen, der sich über sie nur aus NÖLLER's Buch orientiert. Ferner hätten wir die Ausführlichkeit, mit der die historische Entwicklung unserer Kenntnisse der Amöbenkernteilungen dargestellt und sogar illustriert wird, gern vermißt und an deren Stelle ein paar gute Schemata, die die Protozoenkernteilungen in den Rahmen der allgemeinen Cytologie stellen, gesehen. Schließlich wird in diesem Abschnitt meines Erachtens doch etwas zu großes Gewicht auf den Wert verschiedener Doppelfärbungen für die Unterscheidung des Chromatins von anderen Kernbestandteilen gelegt, wie der Satz auf S. 19: „Denn daß die Färbung entgegen A. FISCHER (1899) nicht als vorwiegend physikalischer Vorgang, sondern in erster Linie als chemische Reaktion der einzelnen Bestandteile aufzufassen ist, wird jedem klar, der unter Verwendung gut die einzelnen Kernsubstanzen auseinanderhaltender Farbgemische eine größere Reihe von Kernteilungen in ihrem ganz gleichartigen Ablaufe zu beobachten Gelegenheit hat“, zeigt, der doch wohl besserer Fundierung bedarf, als es die persönliche Überzeugung ist, soll es mehr sein als ein Glaubensbekenntnis! (An dieser Stelle möchte ich auch besonders darauf hinweisen, daß der Verf. die von mir empfohlene Methylgrün-Fuchsin-Orange-G-Färbung in einer Weise als chemisches Differentialreagens propagiert, die von mir durchaus nicht beabsichtigt war; ich habe sie lediglich als Differentialfärbung angewandt, ohne mich über den Charakter des Färbeprozesses anders zu äußern, als daß diese Färbung rein empirisch

ein brauchbares Hilfsmittel zum Erkennen des vor allem morphologisch charakterisierten Chromatins darstellt.) Auch im allgemeinen Teil ist das Abbildungsmaterial durchaus reichlich, wenn auch etwas einseitig ausgewählt, und sehr gut; man findet zahlreiche ganz neue vortreffliche Figuren, die Untersuchungen aus dem Laboratorium des Verf. ihren Ursprung verdanken.

Das letzte Kapitel über Technik der Protozoenkultur und Untersuchung ist wiederum als durchaus gelungen zu bezeichnen; es werden alle gangbaren Methoden genügend ausführlich mit viel pädagogischem Geschick mitgeteilt und einige vom Verf. neu ersonnene zum erstenmal einem größeren Leserkreis zugänglich gemacht. Auch hier wäre jedoch einiges bei einer Neuauflage vielleicht verbesserungsbedürftig. Vor allem der Abschnitt „Microtomtechnik".

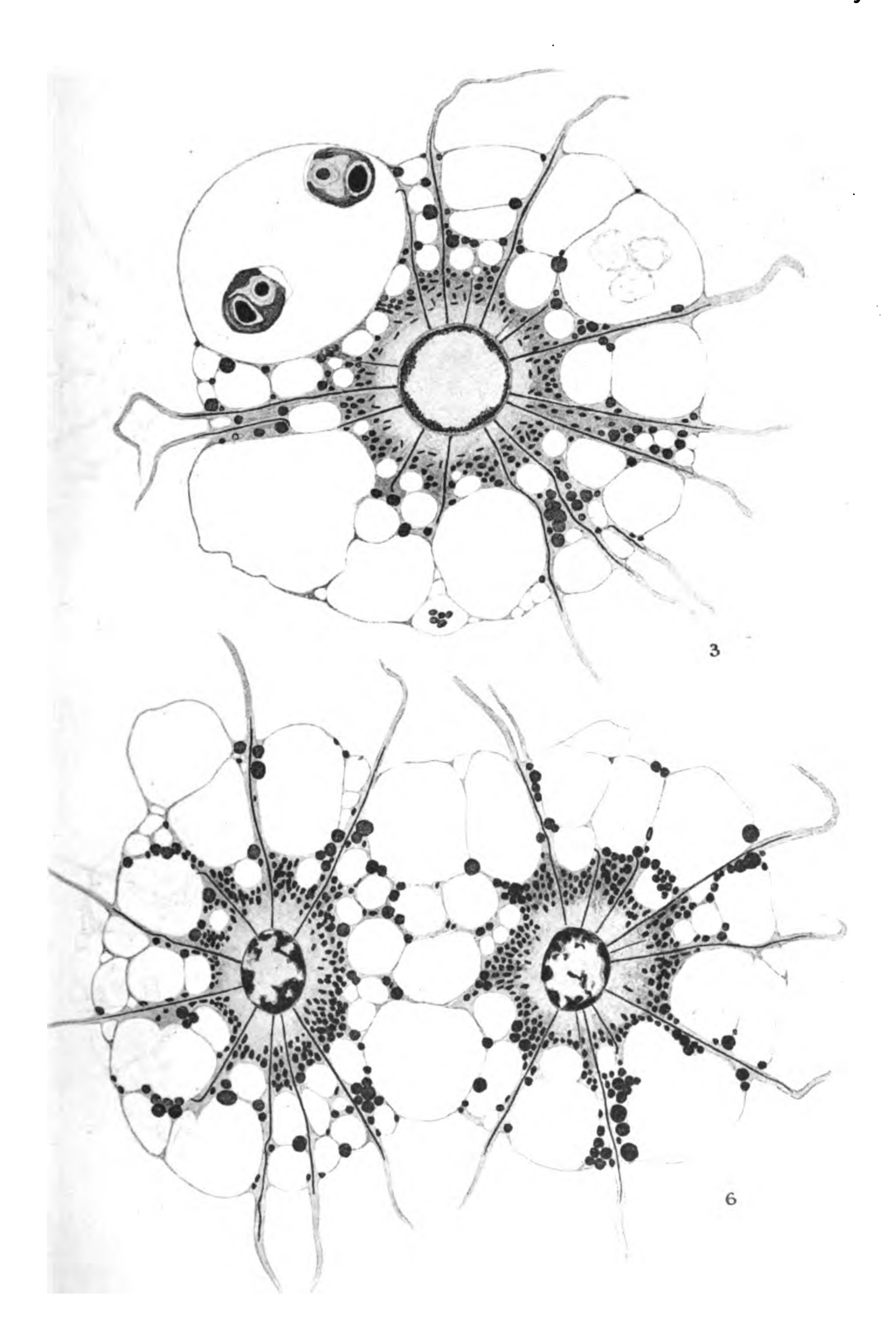
Die Ausstattung des Buches ist in jeder Hinsicht einwandfrei und der Preis in Anbetracht der reichen Illustrierung als mäßig zu bezeichnen; man kann den noch folgenden Lieferungen wohl mit Spannung entgegensehen!

KARL BĚLAŘ.



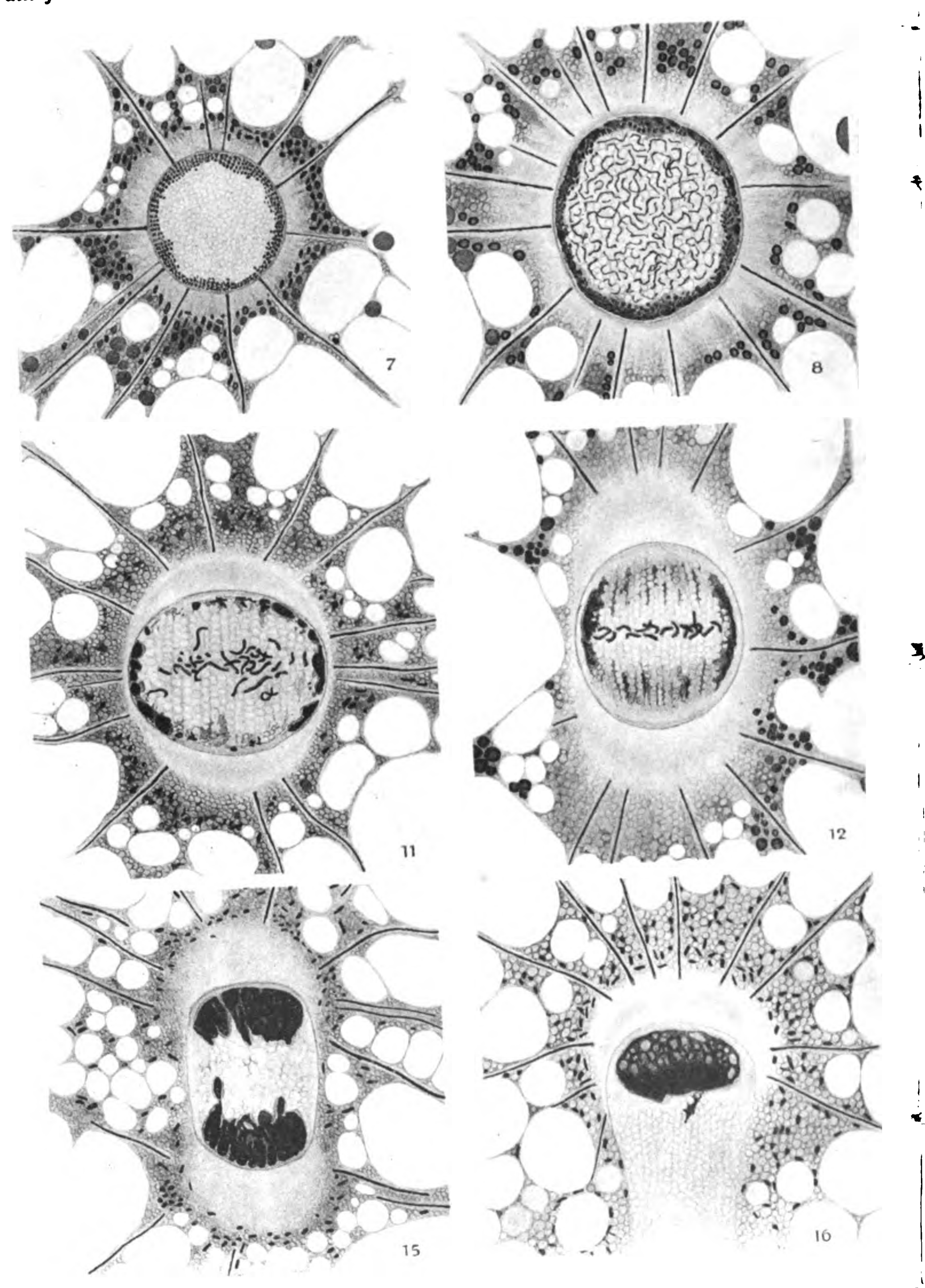
Karl Bělař gez.

Verlag von Gustav F



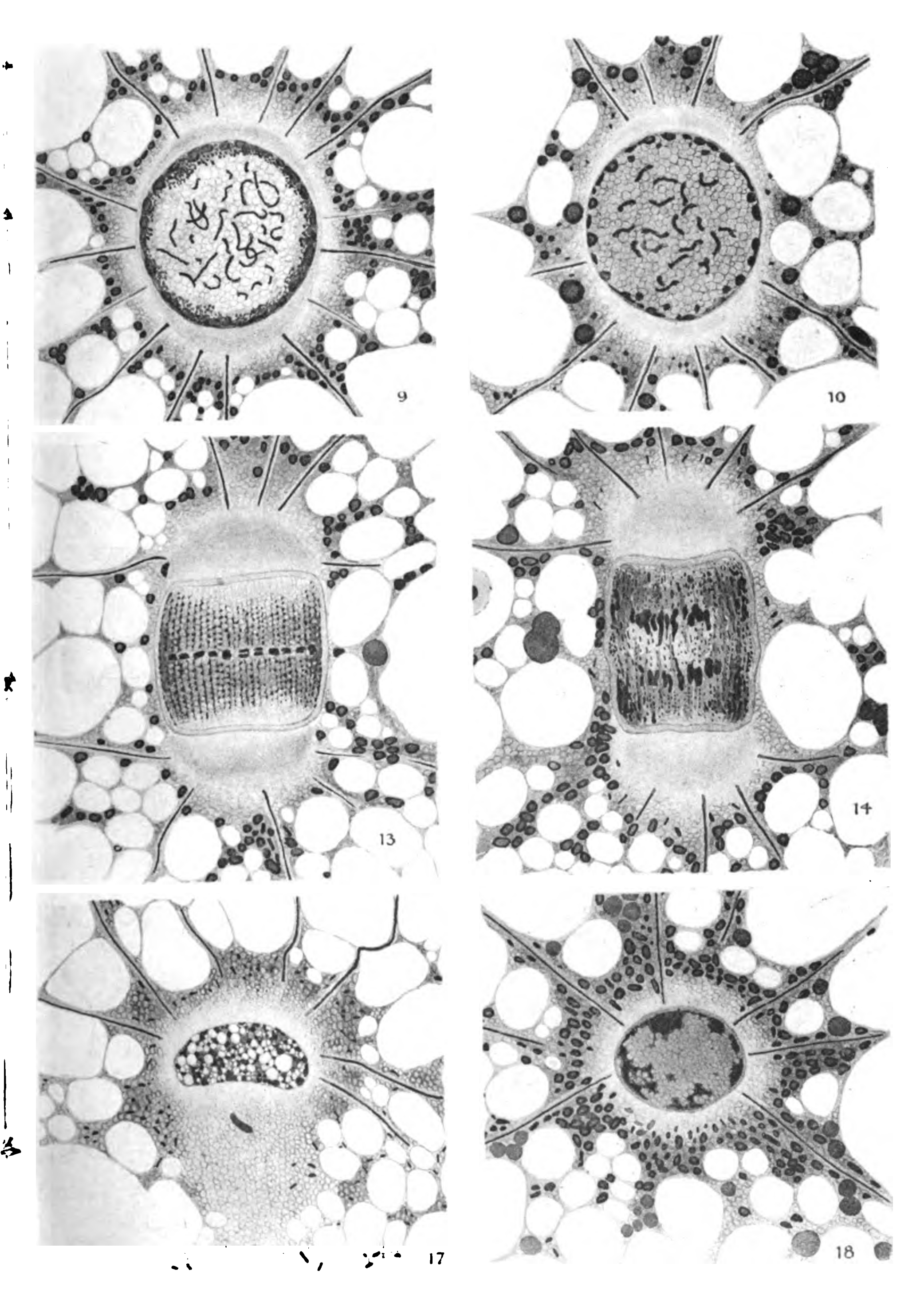
Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München



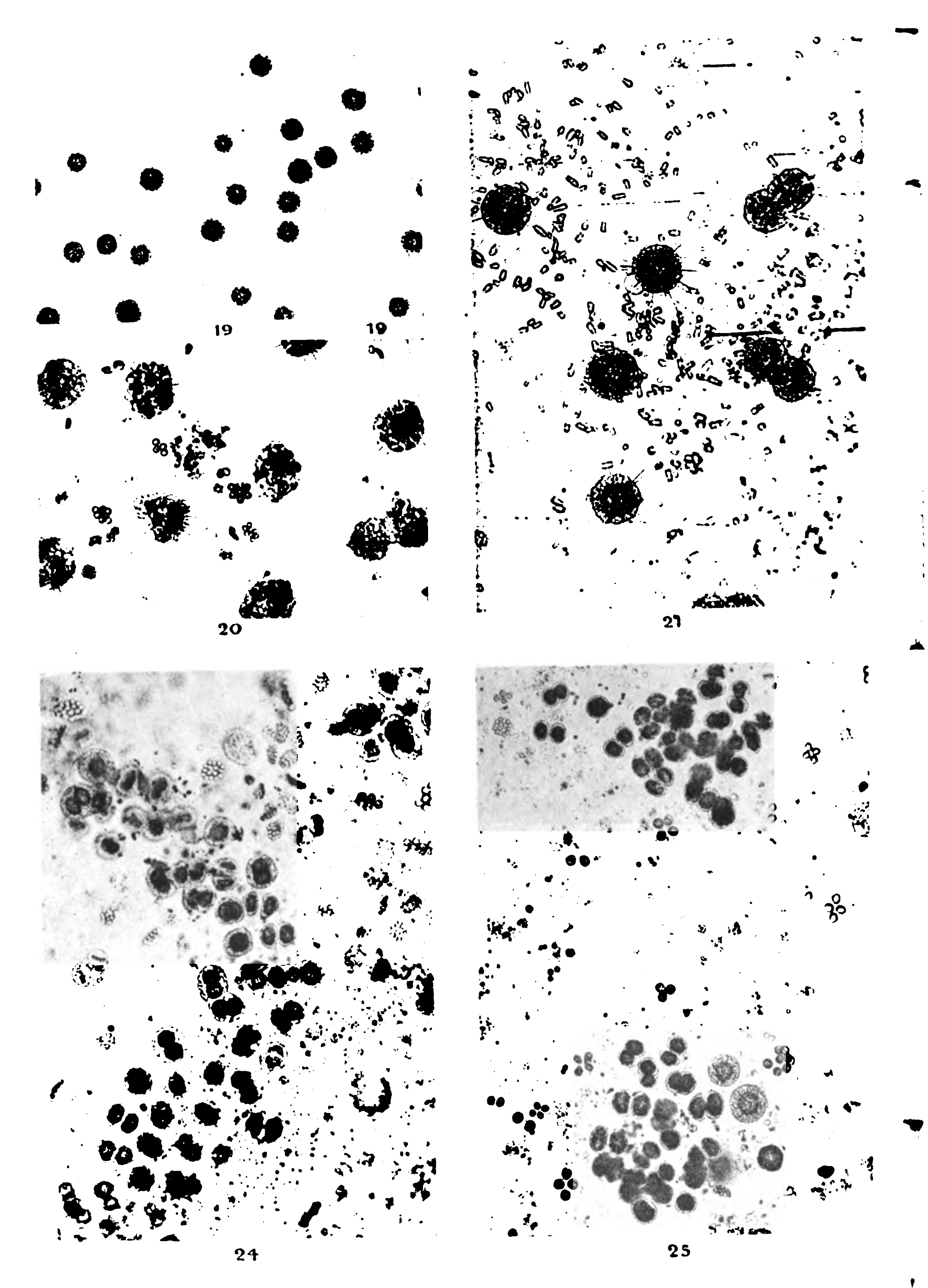
Karl Bělař gez.

Verlag von Gust



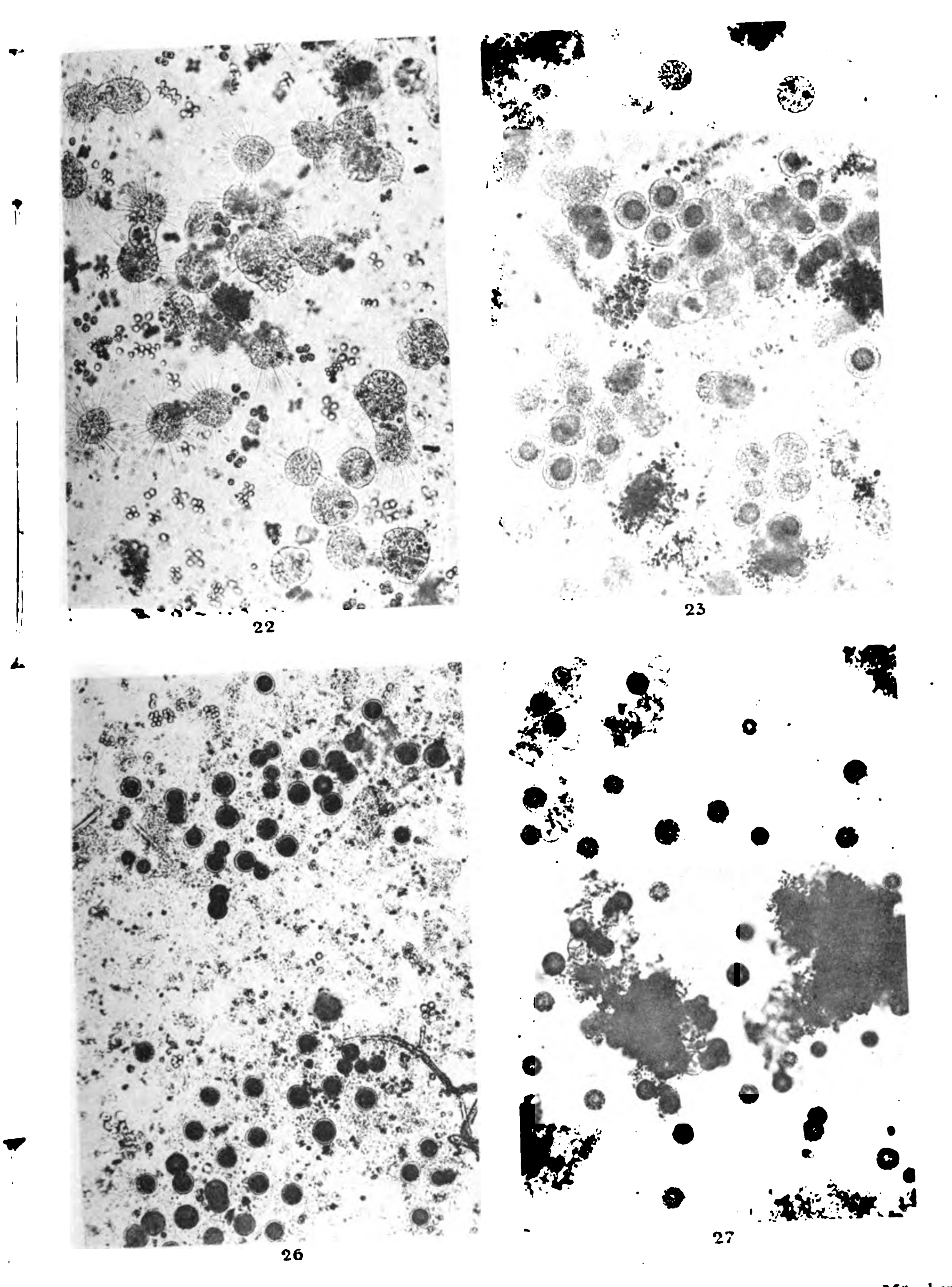
Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München



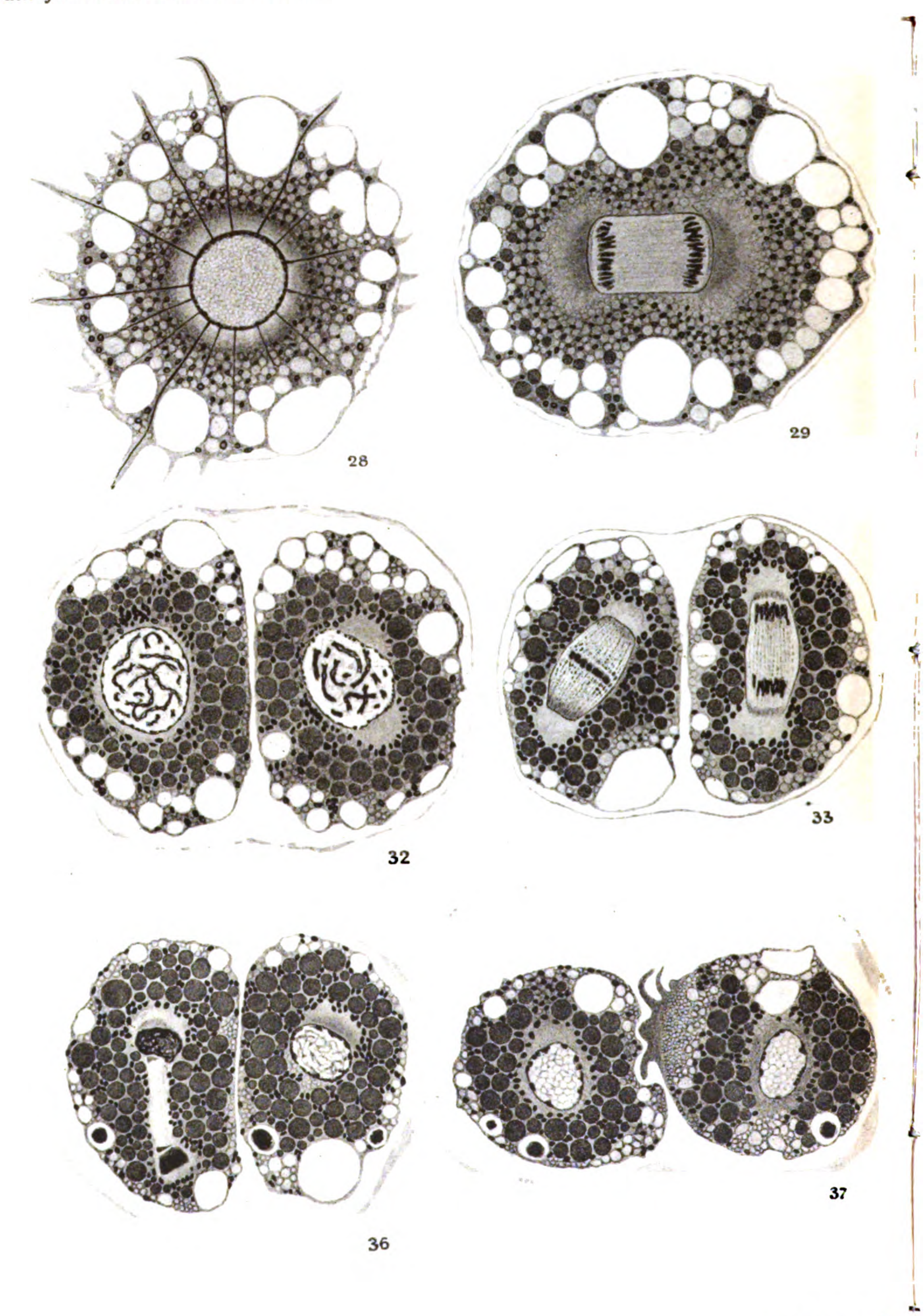
Karl Bělař gez.

Verlag von Gustav



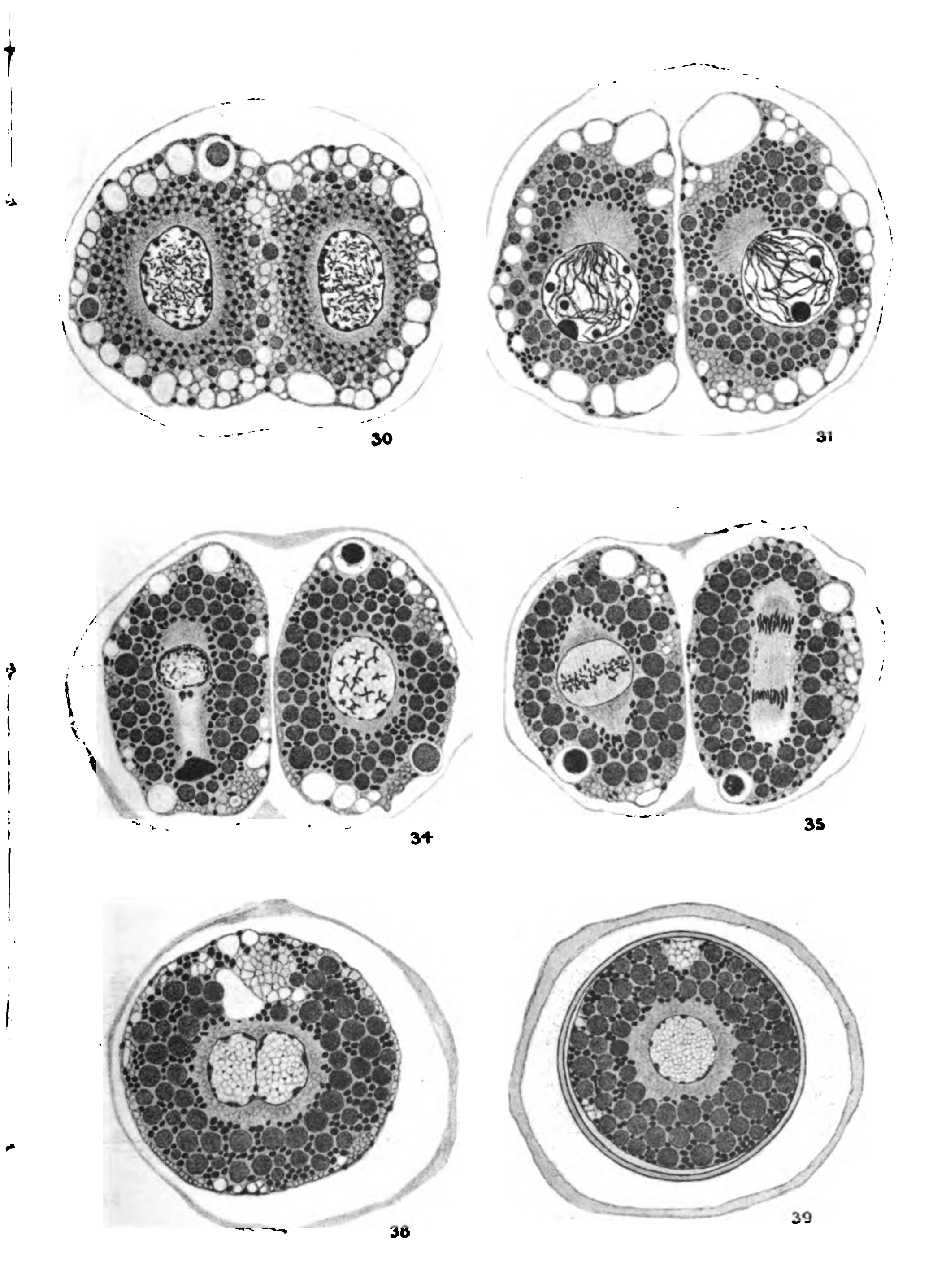
iv Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München

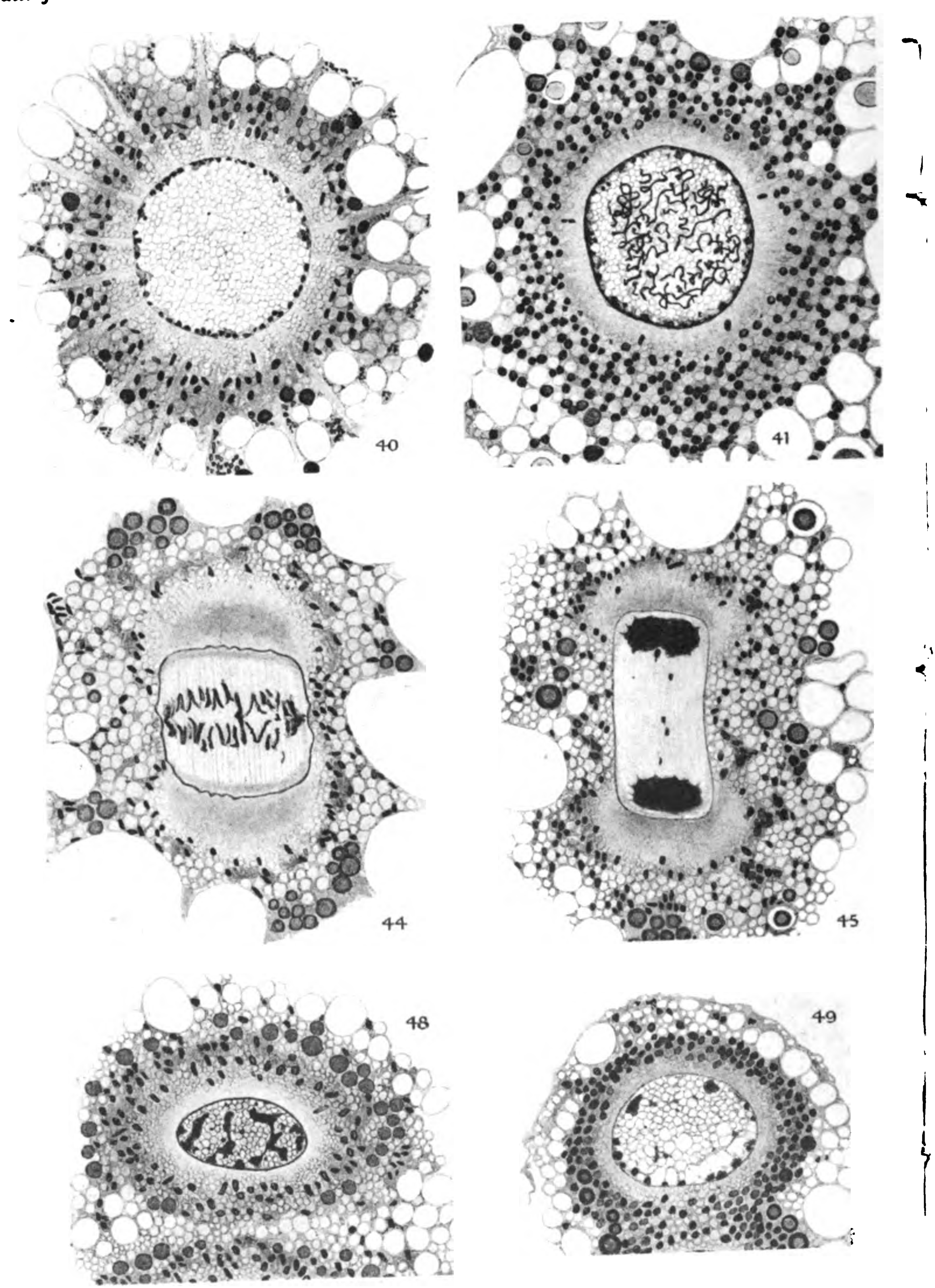


Karl Bělař gez.

Verlag von Gust

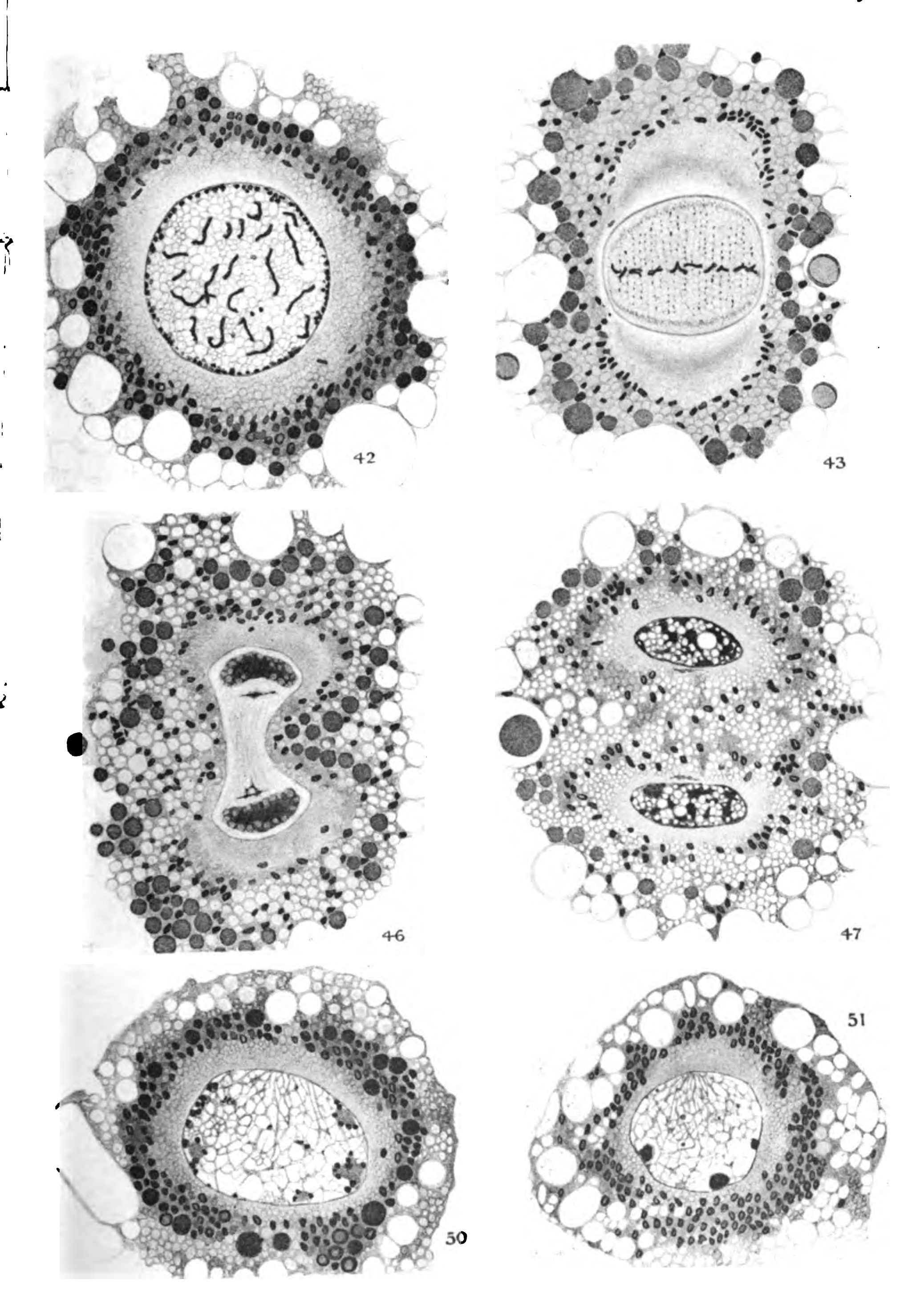


v. Fischer in Jena.
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München



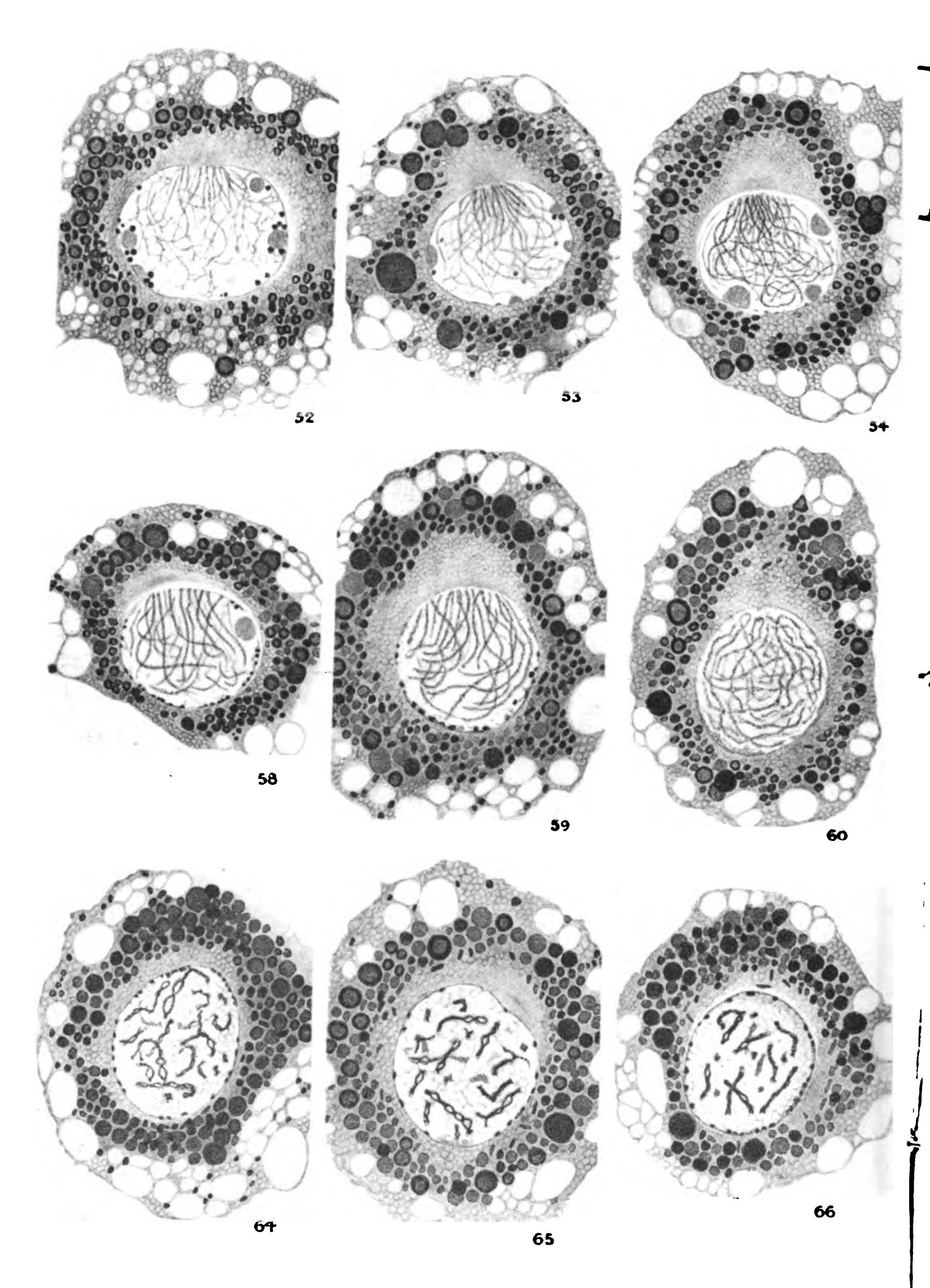
Karl Bělař gez.

Verlag von Gus



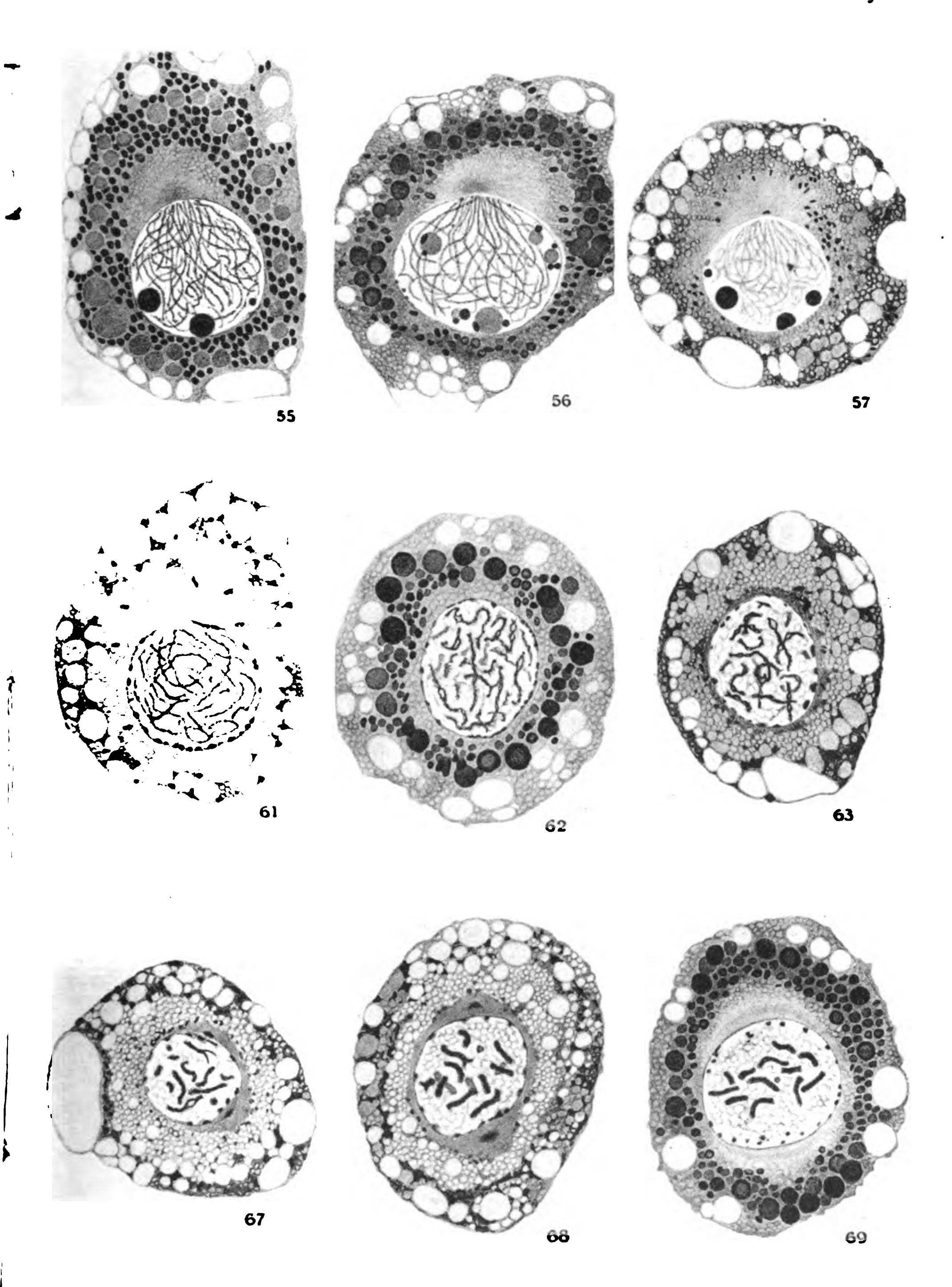
Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München



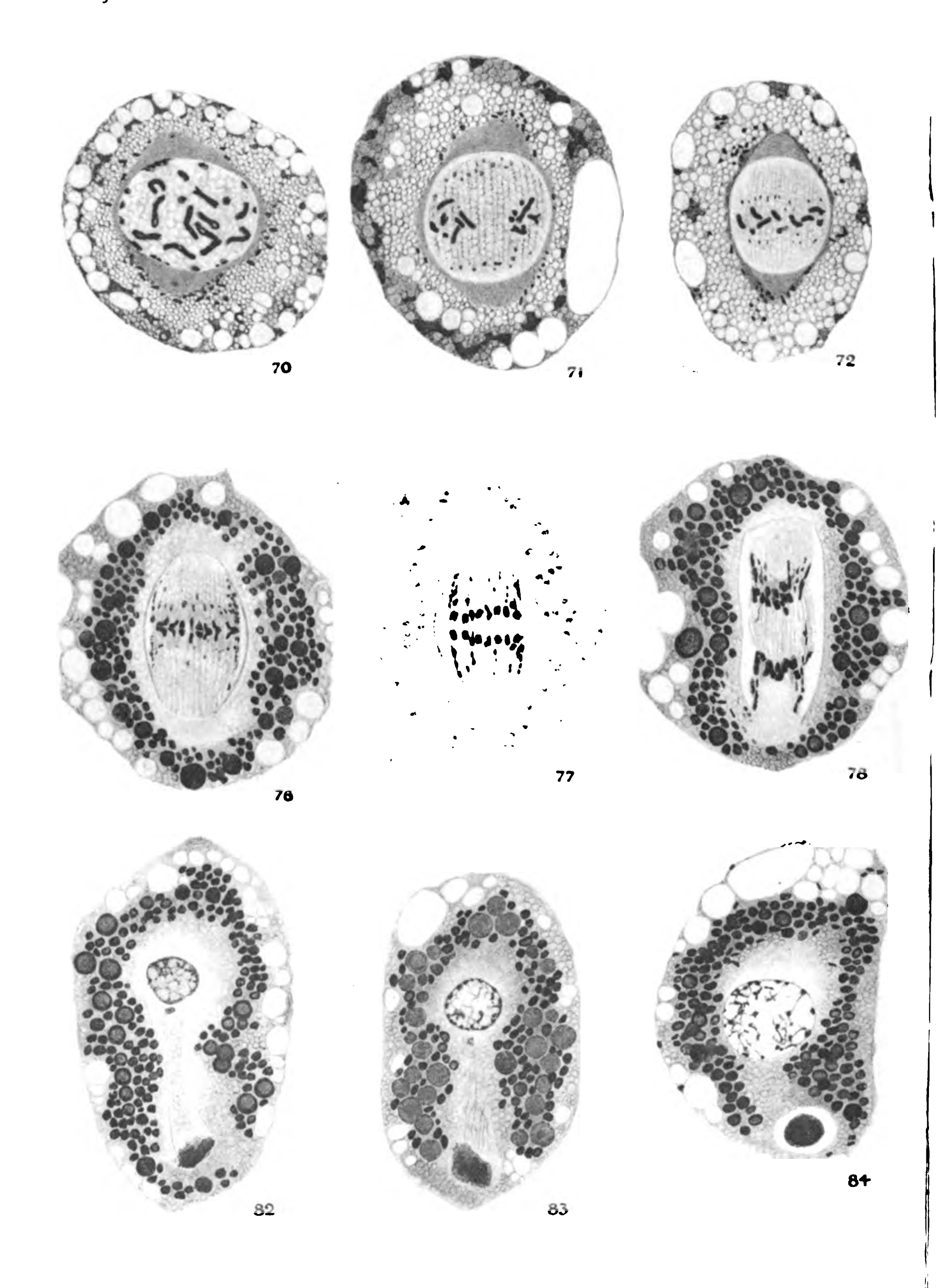
Karl Bělař gez.

Verlag von Gust[...]



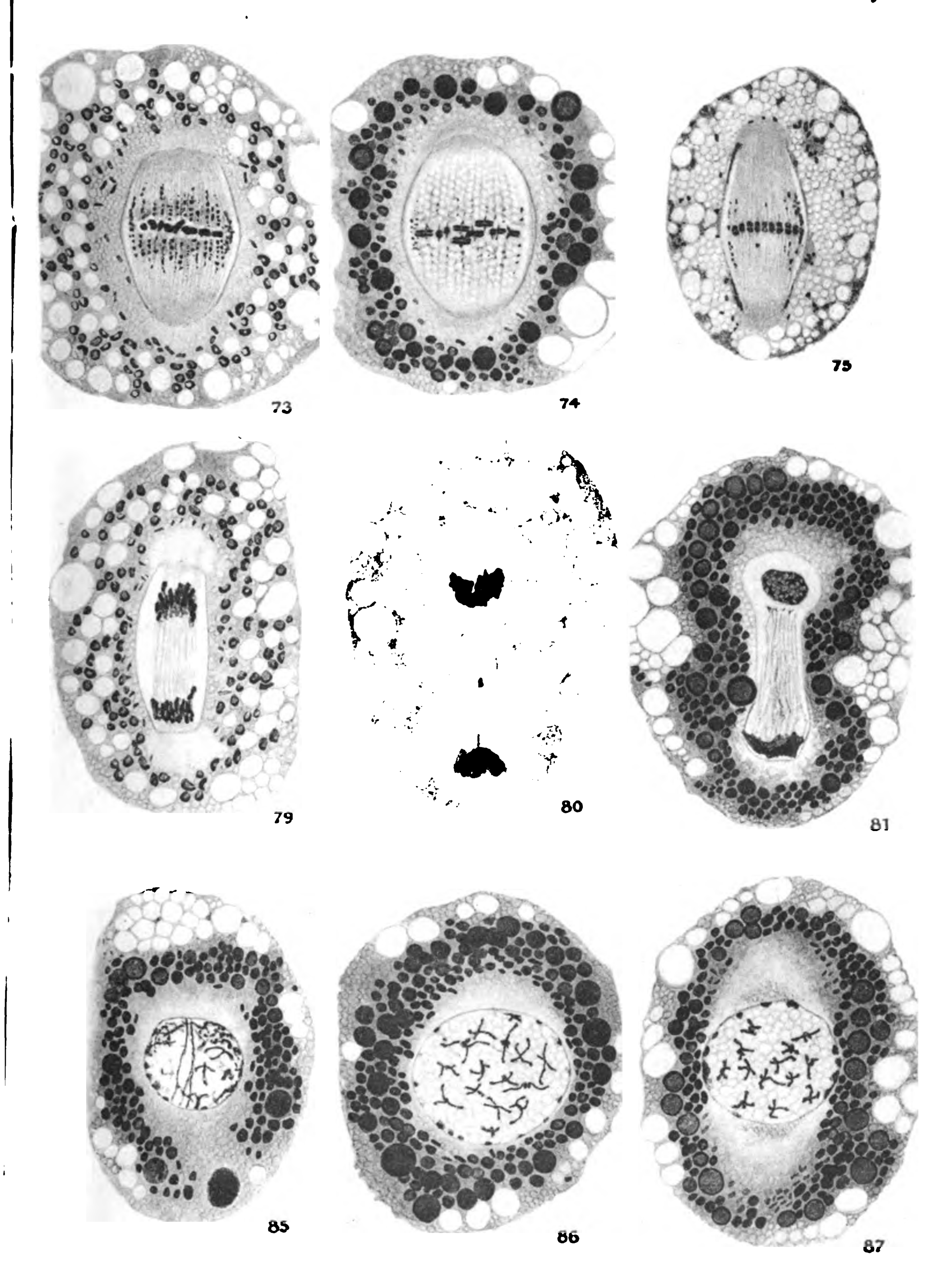
Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München



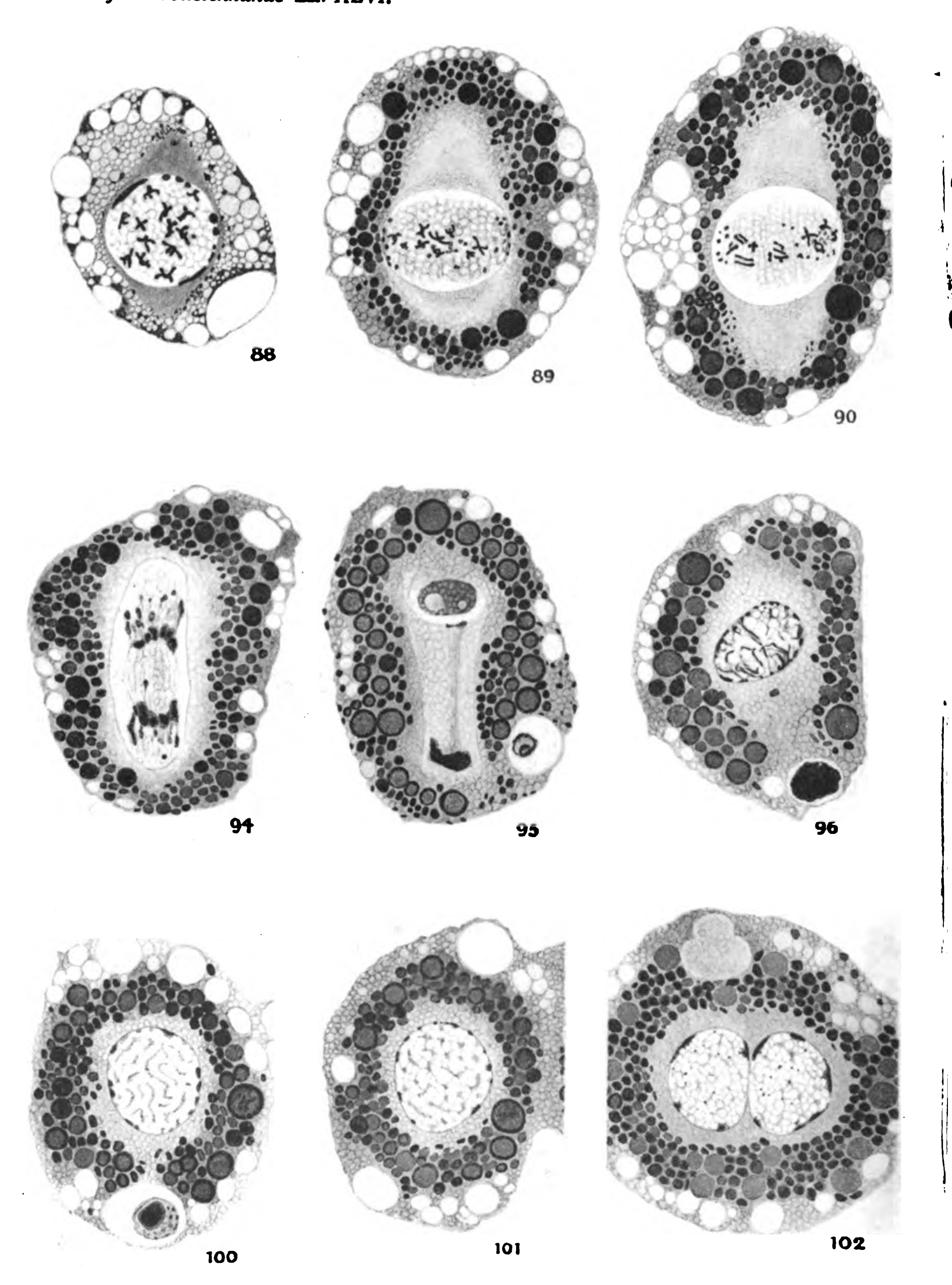
Karl Bělař gez.

Verlag von Gus



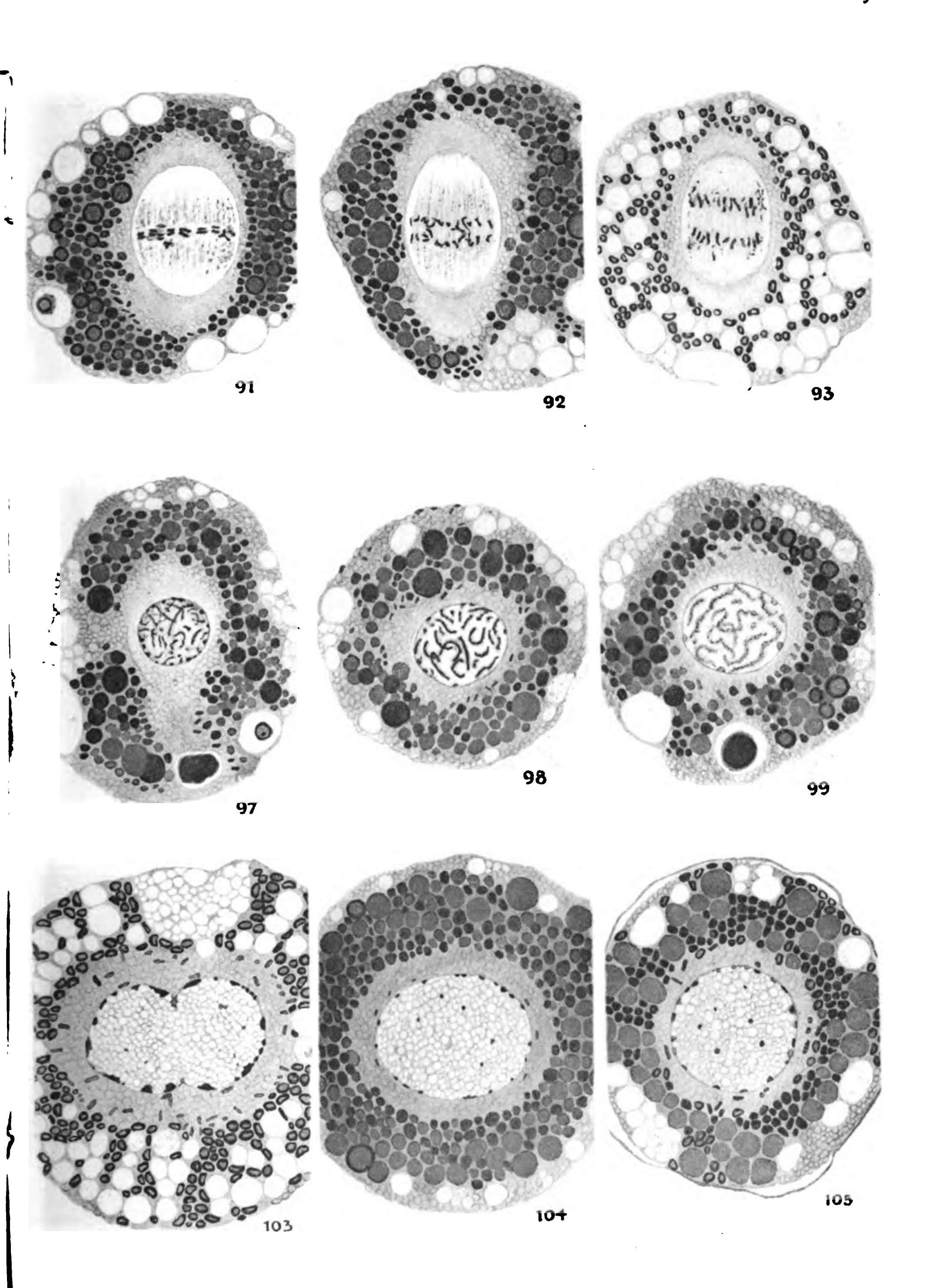
Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München



Karl Bělař gez.

Verlag von Gust



Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München

Beitrag zur Kernteilung und Parthenosporenbildung von *Spirogyra mirabilis* Kütz.

(Zur Cytologie der Chlorophyten. II.)

Von
Franz Peterschilka (Prag).

(Hierzu Tafel 9 u. 10 und 8 Textfiguren.)

Material und Untersuchungsmethoden.

Im großen Bassin unseres botanischen Gartens fand sich im Juni 1921 eine *Spirogyra*, die durch ihre Parthenosporenbildung eindeutig als *Spirogyra mirabilis* Kütz. bestimmt wurde. Nach Angaben Herrn Prof. Pascher's, wurde diese Alge vor etwa 10 Jahren aus dem Neubauerbache bei Mugran, einem Böhmerwalddorfe, hierher verpflanzt, erwies sich also innerhalb dieses Zeitraumes mit größter Wahrscheinlichkeit als dauernd oder habituell parthenogenetisch, obgleich ihr Vorkommen seit einigen Jahren nicht mehr beobachtet worden war. Auch im Jahre 1922 war sie nicht aufzufinden.

Ein Teil der Watte wurde um 5 Uhr nachmittags in ein mit Wasser vom Standort gefülltes Kulturglas gegeben und an einem Ostfenster des Institutsganges aufgestellt. (Die Kultur hielt sich leider nur einige Tage.) 7 Stunden später wurde eine Probe in Chromessigsäure (70 ccm 1proz. Chromsäure + 5 ccm Eisessig + 90 ccm dest. Wasser) 24 Stunden lang fixiert, unter der Leitung ausgewaschen und mit einer Modifikation des Weigert-Hämatoxylins (s. Arch. f. Protistenk., Bd. 45, S. 154) gefärbt.

Die vegetativen Zellen unserer *Spirogyra mirabilis* sind cylindrisch, in Ruhe 20—33, meist aber 27 μ dick und 50—105, meist 60—75 μ

lang. Die Querwand ist glatt. Ein gezacktes Chlorophyllband zieht sich in $3^1/_2$—9 Windungen längs der Zellwand und trägt mehrere 7,5 bis 9 μ im Durchmesser große Pyrenoide. Durch die Fixierung wird der Chromatophor etwas von der Zellwand abgehoben (Textfigur 1—4), ebenso der Plasmaschlauch, und kontrahiert sich besonders an den pyrenoidfreien Stellen. Er ist allseitig von Plasma umhüllt. Der Ruhekern (Taf. 9 Fig. 1) ist kugelig und mißt nach Fixierung 6,3—7,5 μ im Durchmesser, sein zentraler Binnenkörper konstant 3—3,5 μ. Aufhängefäden, wie sie bei anderen Spirogyren zu beobachten sind, fehlen, vielmehr gehen meist zwei Plasmastränge zum Chromatophoren, die aber nicht an Pyrenoiden ansetzen. Der Kern wird von einer starken Kernwand begrenzt, die eine fast farblose Kernsaftzone umschließt. In dieser Zone wird ein bald mehr bald minder deutliches Gerüstwerk unter fast vollständigem Fehlen der Netzknoten ausgefüllt. In der Mitte liegt der große, stark färbbare, homogen erscheinende Binnenkörper. Das Vorhandensein eines Hofes um diesen, wie ihn mehrere *Spirogyra*-Forscher beschreiben, kann nicht bestätigt werden. Sein Auftreten scheint auf Lichtbrechung und Folgen der Fixierung zu beruhen, wie auch Wisselingh annimmt. Von irgendwelcher „Struktur des Nucleolus“ war nichts zu bemerken.

Die Kernteilung

leitet eine Größenzunahme des Kerns ein. Dieser erhält eine längliche, ovale Form, während in der Kernsaftzone meist keine Veränderung vor sich geht. Nur in den seltensten Fällen war eine Abstoßung chromatischer Körner vom Binnenkörper zu beobachten. Mit letzterem waren diese Körner ursprünglich immer durch eine Desmose verbunden (Taf. 9 Fig. 2), die sich später auflöste. Die Körner selbst zerteilen sich weiter und ihre Abstoßung ist im weiteren Verlaufe der Kernteilung die Regel und tritt intensiv in Erscheinung (Taf. 9 Fig. 7—14). Der Binnenkörper streckt sich in der Richtung der Längsachse des Kernes (Taf. 9 Fig. 3, Taf. 10 Fig. 1) und teilt sich schließlich amitotisch in zwei Hälften, die durch einen Schlauch noch verbunden sind (Taf. 9 Fig. 4—6, Taf. 10 Fig. 2). Dieser Schlauch ist die nun gedehnte haptogene Membran des früheren Binnenkörpers. Sie ist bedeutend schwächer als die Kernmembran. Neben älteren Forschern sprachen sich neuerdings v. Neuenstein und van Wisselingh für eine Membran um den „Nucleolus“ von *Spirogyra* aus, während sie Berghs in Abrede stellt. Die Frage scheint nun

zugunsten der ersteren erledigt. Dieser Membranschlauch kontrahiert sich (Taf. 9 Fig. 6) und wird schließlich aufgelöst. Der Außenkern verliert sichtlich seine Struktur (Taf. 9 Fig. 3—14); nur spärlich sind Filaren zu finden, noch seltener Anastomosen und auch die wenigen „Microsomen“ scheinen aufgelöst zu werden. Dafür werden längere oder kürzere Fäden im Kernsaft ausgefällt (Taf. 9 Fig. 7—13), die aus winzig kleinen, aneinandergereihten Körnchen bestehen. Aus ihnen resultiert im weiteren Verlaufe das Kernnetzwerk. Es liegt der Gedanke nahe, daß der während der Kernteilung geänderte chemische Zustand des Kernsaftes diese Art der Gerinnung bedingt. Diese feinkörnigen Fäden hat Wisselingh öfters in Ruhekernen beobachtet. Er hält sie für beständig. Die beiden Phasen im Liningerüst sind jedoch deutlich zu beobachten und erst die fertigen Tochterkerne zeigen wieder glatte, kontinuierliche Fäden im Netzwerk (Taf. 9 Fig. 15, 16).

Die beiden jungen Binnenkörper stoßen nun chromatische Substanz auf deutlichen Desmosen ab (Taf. 9 Fig. 8, 10, 14; Taf. 10 Fig. 3). Die abgestoßenen Massen, die oft beträchtliche Größe erreichen können, teilen und zerkleinern sich weiter. Sie werden schließlich im Kernsaft aufgelöst, nur selten weisen die Tochterkerne solche größere oder kleinere Brocken auf (Taf. 9 Fig. 16), während Ruhekerne sie nie besitzen. In scheinbaren, aber vergrößerten „Ruhekernen mit zwei Binnenkörpern“ zeigt jeder Binnenkörper für sich den Abbau (Taf. 9 Fig. 10; Taf. 10 Fig. 3), was schließen läßt, daß hier bereits zwei individualisierte Kerne im Mutterkern vorhanden sind.

Der Kern schnürt sich schließlich in der Mitte ein (Taf. 9 Fig. 14), es resultieren zwei Tochterkerne, die noch wachsen, fast nie den Binnenkörper in der Mitte haben und erst nach und nach sich zum Ruhekern entwickeln. Sie liegen, je nach dem Protoplasmaband, schief oder in der Längsachse der Zelle. Im ersteren Falle begeben sie sich durch Drehung in die normale Lage (Taf. 9 Fig. 15 u. 16, Taf. 10 Fig. 4 u. 5). Nach vollendeter Herstellung des Reticulum liegt der Binnenkörper wieder in der Mitte des Kerns.

Der Chromatophor rückt zu Beginn der Kernteilung mit seinen beiden mittleren Windungen zusammen und dehnt diese Windungen nach Anlage der Quermembran wieder aus, wodurch der Kern etwas gehoben wird. Die Bildung der Quermembran wurde bereits öfters studiert, am genauesten von Strasburger (88), so daß es sich erübrigt, hier nochmals näher darauf einzugehen. Es sei nur erwähnt, daß die Tochterkerne meist schon geteilt in der Zelle liegen, bevor die

Längswand der Zelle eine Einschnürung aufweist. Der Protoplasmaschlauch hingegen zeigt vielfach schon in der Prophase eine Einstülpung, die, den Chromatophor vor sich herschiebend, allmählich nach innen schreitet. Rings um diese Blende ist eine starke Anhäufung von Plasmosomen bemerkbar.

Der wichtigste Schluß, den wir aus diesem ungewöhnlichen Kernteilungsmodus ziehen können, ist der, daß die idiogenerative Substanz, das „Chromatin" der Chromosomen, allein im „Nucleolus" lokalisiert ist. Es kommt im vorliegenden Falle bei *Spirogyra mirabilis* nicht zur Differenzierung von Chromosomen. Der Außenkern spielt bei der Teilung resp. Verteilung der Erbsubstanz gar keine Rolle, sein Kernsaft nimmt nur vergängliches Chromatin, wohl trophische Substanzen, auf. Alle neueren Forscher (S. bei von Neuenstein, van Wisselingh und Czurda (I) sprechen sich für einen die Chromosomen liefernden „Nucleolus" oder „Binnenkörper" aus, während Strasburger (88), Zacharias u. a. behaupten, die Chromosomen entstünden aus dem Netzwerk des Kernes und der „Nucleolus" enthalte kein Chromatin. Man versuchte schließlich die Frage auf chemischem Wege zu entscheiden und zog aus der gleichen Löslichkeit der Chromosomen höherer Pflanzen und der des Nucleolus bei *Spirogyra* (Tröndle (12)) in verschiedenen Säuren den Schluß auf gleiche chemische Zusammensetzung beider. Kauffmann gelangte bei *Cylindrocystis* zu demselben Schluß. Wenn es von vornherein schon klar erscheint, daß der Nucleolus bei *Spirogyra* nicht bloß allein aus Erbsubstanz oder Nuclein bestehen kann, so hat Czurda (I) noch bei Einhaltung der Tröndle'schen Versuchsanordnung das entgegengesetzte Resultat erhalten. Nach ihm ist der Nucleolus in den strittigen Fällen überhaupt nicht gelöst, er ist noch vorhanden, nur seine Tinktionsfähigkeit ist auf ein Minimum herabgesunken. Sicherer noch als alle diese chemischen Zwangbilder scheinen mir jene zu sein, die sich aus der „morphogenetischen Analyse" (Hartmann) während der Kernteilung ergeben. Diese beweisen, daß die Erbsubstanz im „Nucleolus" liegt, daß die helle Kernsaftzone an der Teilung nicht direkt beteiligt ist und zweierlei Chromatin unterschieden werden muß: das idiogenerative und das trophische Chromatin (Hartmann). Die Größe, Lage und das Verhalten des Binnenkörpers machen es klar, daß der Nucleolus bei *Spirogyra* keineswegs identisch ist mit dem gleichnamigen Gebilde bei höheren Pflanzen. An ihn den Maßstab der höheren oder normalen Kerne zu legen, wie es die meisten Vorgänger taten, heißt von einer verkehrten Fragestellung die richtige Lösung des *Spirogyra*-Problems

erwarten. Nur der Weg von den niederen Organismen herauf kann zur Klarheit führen und das Prokrustesbett der alten Vorstellungen, in das der *Spirogyra*-Kern hineingezwängt wurde, zerbrechen. Der Kern von *Spirogyra* ist weder ein „normaler“ noch „abnormaler“ Kern, er ist wie alle Organe ein Entwicklungsprodukt, hervorgegangen aus dem holoenergiden Caryosomkern (Hartmann) der unbekannten Conjugatenahnen, unter Reduktion der lokomotorischen Komponente und Beibehaltung eines abgeleiteten, reduzierten Caryosoms, des Folgecaryosoms.[1]) Selbst wenn Spirogyren gefunden würden, bei denen idigenerative Substanz aus dem Außenkern entstünde, wäre es noch lange kein Gegenbeweis gegen obige Auffassung des „Nucleolus“ als Folgecaryosoms, da ja Caryosome durch zyklischen Abbau sowohl trophisches als auch generatives Chromatin in den Außenkern dauernd oder zeitweilig ablagern können und dann aus dem nun generativen Außenkern die Chromosomen hervorgehen würden (s. Hartmann (11)).[2]) Dieser *Spirogyra*-Kern würde nur nach einem anderen Typus verschoben, wie ihn *Mougeotia* (Peternhilka) repräsentiert.

Es bleibt noch die für unser Hauptergebnis belanglosere Frage zu beantworten, ob die beobachteten Kernteilungsvorgänge primärer Natur sind oder durch irgendwelche Konstellationen (Milieu, Bastardierung, Parthenogenese u. a.) ausgelöste Störungen darstellen. Es sei nochmals betont, daß die Alge mit Wasser vom Standort in einem reinen Kulturglase unter sonst üblichen und allgemein gebotenen äußeren Faktoren bloß 7 Stunden in „Kultur“ gehalten wurde.

---

[1]) Der Name wurde aus mehreren Gründen gewählt; durch den Ausdruck „Caryosom“ schlechthin ist bereits eine große Verwirrung dadurch eingetreten, daß er von vielen Seiten auf die verschiedensten Gebilde ausgedehnt wurde. Da ich in der Nomenklatur der Protistenkerne M. Hartmann und seiner Schule folge, der *Spirogyra*-Kern infolge jeglichen Mangels einer individualisierten lokomotorischen Komponente aber in keine Gruppe der Hartmann'schen monergiden Kerne — nur diese kommen in Betracht — einzureihen ist, schien mir die Umprägung notwendig. Am ehesten würde noch Doflein's „Caryosom“ Geltung haben, da es ebenso wie der Begriff des „Amphinucleolus“ die Erbsubstanz + trophische Substanz umfaßt. Ersterer Ausdruck wurde aus den bereits angegebenen Gründen und insbesondere deshalb, weil Hartmann unter „Caryosomkern“ den holoenergiden Caryosomkern versteht, abgelehnt, der Ausdruck „Amphinucleolus“ deshalb, weil ich die Meinung teile, daß der Zellkern als Organ der Zelle eine Entwicklung durchgemacht habe, deren Stufen noch einige Algenkerne zeigen und die bereits durch den Namen angedeutet werden sollen.

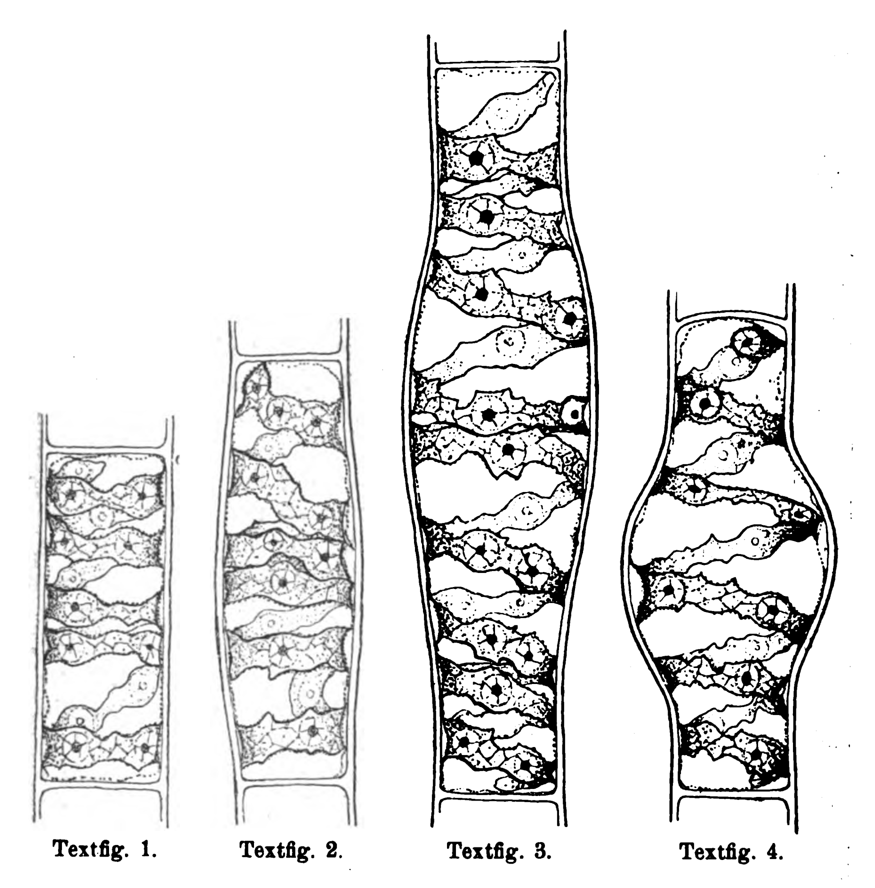
[2]) Schussnig gibt in seiner Literaturstudie eine Einführung in die Hartmann'sche Kernlehre und versucht sie auf die Protophyten auszudehnen.

Leider stammt das Material nur von einem Standorte und es trat die Alge heuer nicht wieder auf, so daß bisher keine Möglichkeit war, die Vorgänge nochmals und im Material von anderen Standorten zu überprüfen und zu vervollständigen. Es ist ja denkbar, daß im Wasser des Bassins irgendwelche Substanzen gelöst sind, die die Mitose zur Amitose umwandeln können, obwohl dagegen spricht, daß ebendort gleichzeitig andere Spirogyren vorkommen, die auf die gleiche Weise studiert, immer normale Mitosen zeigten. An der Färbungsmethode kann es auch nicht liegen, da ich die WEIGERT-Modifikation fast an allen Gruppen der Protophyten mit vollster Zufriedenheit ausprobiert habe. Denkbar auch ist es, daß es sich um überstürzte Kernteilungen handelt, die beim Wechsel äußerer Faktoren die Mitose einer Amitose ähnlich machen können. Herkömmlicherweise unterscheidet man natürliche und induzierte oder künstliche Amitosen, ganz abgesehen davon, daß auch die natürlichen Amitosen, wenn auch nicht durch Physiologenhand, induziert sein können. Es gewinnt die Auffassung immer mehr Raum, daß es eigentliche Amitosen überhaupt nicht gebe und daß diese Vorgänge bloß verkürzte oder verkappte Mitosen seien (HARTMANN, NĚMEC, MAINX, VAN WISSELINGH u. a.). Künstliche Amitosen wurden an *Spirogyra*-Arten von GERASSIMOFF und NATHANSON teils durch Abkühlung, teils in 1proz. Ätherlösung erzielt. WISSELINGH, der Spirogyren mit Chloralhydrat behandelte, stellte zwar Amitosen fest, legt sie aber für abnormale Caryokinesen aus. „Sowohl bei der normalen als auch bei der abnormalen Caryokinese verschwindet die Kernwand und erfahren das Kerngerüst und die Nucleolen bedeutende Veränderungen, welche bei der normalen und abnormalen Caryokinese vollkommen übereinstimmen. Bei beiden findet eine Verdoppelung der Chromosomen statt“ (S. 315). Die Kernmembran bleibt bei unserer Spezies immer intakt, also ist dieser Prozeß der Kernteilung mit den von WISSELINGH beobachteten nicht identisch. Die Erscheinung der „Amitose“ bei *Spirogyra mirabilis* mit den Amitosen bei *Chara* in Verbindung zu bringen und Spekulationen im Hinblick auf die ERNST'sche Theorie daranzuschließen, bleibt solange verfehlt, als wir nicht mehr von den parthenogenetischen „Mirabilisformen der verschiedenen Spirogyren“ (PASCHER) wissen.

Die Parthenosporenbildung.

Spirogyra mirabilis KÜTZ. ist gekennzeichnet durch ihre Parthenogenese oder Azygosporenbildung, d. h. während alle übrigen Spiro-

gyren nach bis jetzt bekannten Tatsachen normalerweise copulieren und nach Verschmelzung der haploiden Zellkerne eine diploide Zygote liefern, rundet sich bei der „sexuellen“ Fortpflanzung der Inhalt jeder Zelle eines Fadens der *Spirogyra mirabilis* nach Art der Aplanosporenbildung anderer Algen ab und bildet eine Parthenospore (Endospore). Da bis jetzt keine Chromosomen beobachtet wurden, muß die Frage nach haploider oder diploider, Hartmann 09 (generativer oder somatischer, Winkler), Parthenogenese unbeantwortet



Textfig. 1. Textfig. 2. Textfig. 3. Textfig. 4.

bleiben, wenn sie überhaupt hier gelöst werden kann. Ebenso müssen die hieran sich knüpfenden Probleme einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

Der Beginn der Azygotenbildung zeigt sich dadurch an, daß, wie bei der Kernteilung, die beiden mittleren Windungen des Chlorophyllbandes aneinanderrücken, ohne daß der Umriß der

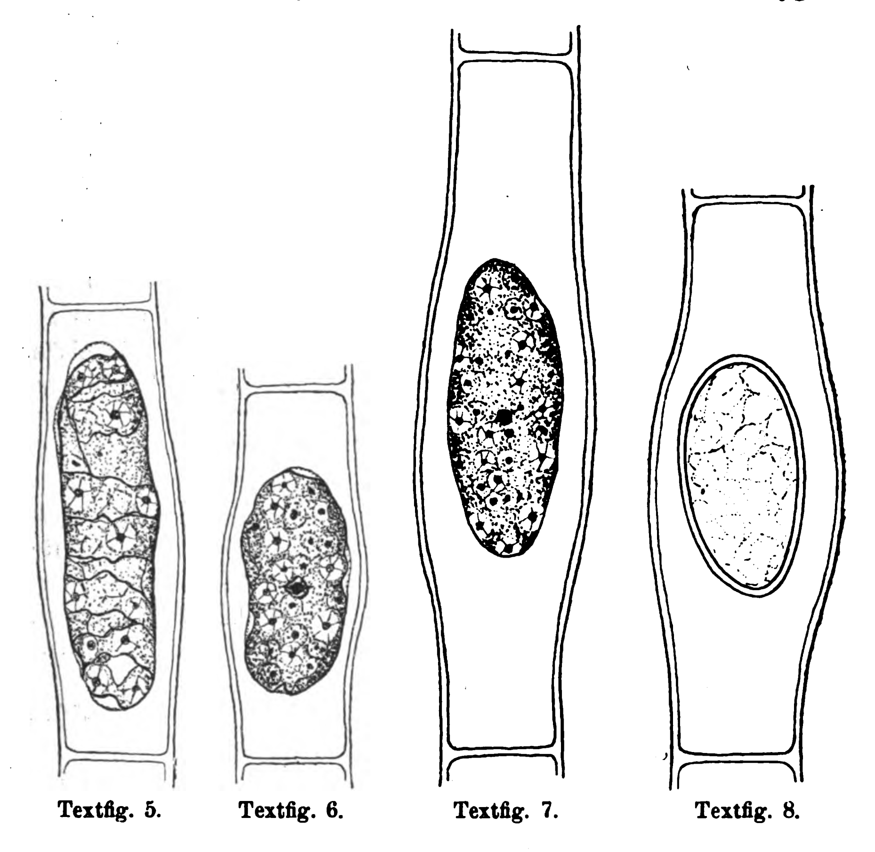
Zelle zunächst eine Veränderung erfährt (Textfig. 1). Zugleich erhält aber der Außenkern [1]) ein charakteristisches Aussehen (Taf. 9 Fig. 1 a). Das Netzwerk lockert sich auf und es treten stark färbbare Körner vorläufig unregelmäßig und untereinander fädig verbunden auf. Sie ordnen sich später nach fast gänzlichem Schwinden des Netzwerkes verschieden gestaltig um das Folgecaryosom an. Die Kernsaftzone, die sich etwas vergrößert hatte, ist nun fast völlig farb- und strukturlos. Die Kernwand nimmt an Deutlichkeit zu, zeigt aber bald Falten und Unregelmäßigkeiten als ob die Turgescenz nachgelassen hätte. In den meisten Fällen hat sich inzwischen die Zelle in der Mitte allseitig ausgebaucht, die Dehnung der mittleren Chlorophorenwindungen ihren Höhepunkt erreicht (Textfig. 3 u. 4). Der Kern (Taf. 9 Fig. 3a u. 4a) verändert seine Lage nicht. Die mechanische Durchführung dieser tonnenförmigen Auftreibung ist völlig unklar. Nicht immer erfolgt sie in so großem Maße wie sie Textfig. 3 u. 4 zeigen, sondern häufig genügt auch schon eine kleinere, die als nächsten Schritt zur Sporenbildung die Kontraktion des Protoplasten, besonders des Chromatophors und die Loslösung des plasmatischen Wandbelages, der sich mit auf die junge Spore zurückzieht, nach sich zieht (Textfig. 5). Von diesem Plasmabelage aus erfolgt später augenscheinlich die Abscheidung der Zygotenmembran.

In wenigen Fällen war eine Ausbauchung der Zelle nicht vorhanden, doch zeigten auch hier Protoplast und Kern die entsprechenden Fortschritte der Zellen mit den häufigeren Bildern. Auf dem Stadium, wo sich der Plasmabelag auf den sich kontrahierenden Protoplasten zurückzieht, waren die Windungen des Chlorophors noch ziemlich gut sichtbar. Eines der häufigsten Kernbilder dieses Stadiums zeigt Taf. 9 Fig. 5a. Die Textfig. 6 u. 7 stellen ein etwas vorgeschritteneres Stadium dar, wo das Band nicht mehr zu unterscheiden ist. In Fig. 6 ist der Protoplasmaschlauch noch teilweise sichtbar; er legt sich später ganz an die Spore an (Fig. 7). Den zur Textfig. 6 u. 7 gehörigen Kern zeigt Taf. 9 Fig. 6a u. 7a. Der Außenkern ist fast völlig reduziert und die Membran bei weitem nicht mehr so stark wie früher. Der Außenkern schrumpft sichtlich zusammen und die gefärbten Körner ziehen sich ganz auf das Folgecaryosom zurück und verschwinden endlich gänzlich. Ob sie von diesem als Körner aufgenommen werden oder in Lösung übergehen, ist strittig; soviel ist sicher, daß das Folgecaryosom

[1]) Die zu den Textfiguren gehörigen Kerne sind auf Tafel 9 mit derselben Nummer unter Zufügung von a, b . . . bezeichnet.



nach vollständiger Degeneration des Außenkerns — von diesem sind nur an das Folgecaryosom angelegte Membranreste erhalten — noch an Größe zunimmt und zwar um 1—1,5 μ im Durchmesser (Taf. 9 Fig. 6b). Es ist auch der Gedanke nicht abzuweisen, daß im ersten Stadium eventuell eine Anlagerung stattfindet. Gleich nach dem Verschwinden der Körner erscheint das Folgecaryosom inhomogen, wobei eine dichtere Innenpartie von einer helleren Randzone unterschieden werden kann, d. h. das Folgecaryosom verdichtet sich nochmals. Die Fortsetzung dieses Prozesses würde die reifen Zygoten



Textfig. 5. Textfig. 6. Textfig. 7. Textfig. 8.

liefern. Sie sind aber infolge der starken Wand für das Färbemittel undurchlässig und verraten fast nichts von ihrer Struktur (Textfig. 8).

Die Pyrenoide scheinen während der Zygotenbildung nicht vermehrt zu werden, verteilen sich aber nach Fusion des Chromatophors regelmäßig in der Spore.

Reife Parthenosporen sind ± länglich-elliptisch, selten rund, 20,25—33,75 μ dick und 47,25—64,5 μ lang. Die Sporenwand ist 1,5 μ dick, also ebenso stark wie die Zellwand. Erwähnt sei noch, daß die Ausbauchung bei und nach Bildung der Spore zurückgeht, aber nie ganz schwindet.

Die Form der Sporen ist, wie man es eigentlich bei der derzeit so sehr auf die Sporenform gestützten Systematik der Spirogyren nicht erwarten würde, sehr unbeständig. Es sind bei unserer Spezies Übergänge von elliptischen bis kugeligen zu finden, wenn auch kugelige Sporen einen kleinen Prozentsatz ausmachen. Schon Klebs bildet solche ab. Auch bei anderen Spirogyren ist die Form der Sporen unbeständig, wie Czurda demnächst dartun wird. Nach diesem Autor hängt die Form hauptsächlich von der Größe der Zelle und den Volumina des copulierenden Protoplasten ab. Trotzdem ist der Gedanke, der bei Vergleichung der verschiedenen Abbildungen von *Spirogyra mirabilis* von Prof. Pascher öfters geäußert wurde, nicht abzulehnen, daß es mehrere solche sich azygotisch vermehrende Spirogyren, die, obwohl untereinander nicht verwandt, bisher alle unter *Spirogyra mirabilis* zusammengefaßt wurden, geben dürfte.[1])

Der Vergleich der Parthenosporenbildung — soweit sie bisher verfolgt werden konnte — mit der Zygotenbildung bei allen anderen Spirogyren ergibt wesentliche Unterschiede. Der Hauptunterschied ist der, daß bei der ersteren immer nur ein Kern (Taf. 10 Fig. 6 u. 7), bei letzterer jedoch immer zwei Kerne vorhanden sind, die 3—4 Wochen nach stattgehabter Copulation miteinander zum Syncaryon verschmelzen. Meist folgt bald noch der Verschmelzung die Reduktionsteilung dieses diploiden Kernes, die zu vier Kernen führt, von denen drei zugrunde gehen, der bleibende haploide Großkern aber später durch seine Mitose die Keimung auslöst (Karsten, Klebahn, Tröndle (11)). Die Stadien bis zur Verschmelzung der Copulationskerne konnte ich gelegentlich bei *Spirogyra decimina* Kütz. verfolgen (Taf. 10 Fig. 8).

Die Kernphasen zeigen während dieser Vorgänge ebenfalls Unterschiede. Nach Overton, Klebahn, Karsten u. a. behalten die Copulationskerne im wesentlichen ihre Form bei und unterscheiden sich gar nicht von den Kernen der vegetativen Zellen; nur die Membran wird weniger bemerkbar. Die Kernmembran löst sich erst vor Beginn der Reduktionsteilung und tritt erst wieder nach der Tetraden-

[1]) Prof. Pascher macht mir Mitteilung, daß Playfair auf Neuseeland eine *Spirogyra mirabilis* fand, die sowohl Azygosporen als auch echte Zygoten bildete.



teilung auf (Karsten). Nach Tröndle lockert sich der Nucleolus nach der Tetradenteilung auf und das Chromatin liegt diffus im Außenkern.

Bei *Spirogyra mirabilis* degeneriert der Außenkern unter charakteristischen Erscheinungen mit dem Fortschreiten der Sporenausbildung. Die Membran bleibt ziemlich lange bestehen und das Folgecaryosom verdichtet sich bei Beginn der Reife.

Andere copulierende Conjugaten zeigen weiteste Übereinstimmung mit dem Befruchtungsprozeß bei copulierenden Spirogyren. Kurssanow fand bei *Zygnema stellinum*, daß im Momente der Verschmelzung der Copulationskerne keine Neugruppierung der Strukturelemente des Kernes stattfindet. Die Kinese bei der Vierteilung spielt sich im Kerngerüst ab, der Nucleolus schwindet und tritt erst wieder nach Rekonstruktion des Gerüstwerkes auf. Kauffmann studierte *Cylindrocystis* und fand, daß, obwohl der „Nucleolus“ dieser Gattung gegen Säuren sich ebenso verhalte wie der bei *Spirogyra* nach Tröndle's Versuchen, im Zygotenkern der „Nucleolus“ fehle und das Chromatin im ganzen Kern verteilt sei.

Diese beiden letzten Kerne gehören aber wahrscheinlich einem eigenen Kerntyp, dem *Mougeotia*-Typus, an.

Zum Schlusse danke ich Herrn Prof. Pascher für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, für die Ratschläge sowie Beistellung von Literatur.

Zusammenfassung.

1. Die untersuchte *Spirogyra mirabilis* zeigt amitosenähnliche Kernteilung ohne Differenzierung von Chromosomen.

2. Aus der Gestalt und Anordnung der einzelnen Kernelemente und deren Verhalten bei der Teilung folgt, daß der *Spirogyra*-Kern ein Folgecaryosomkern, sein Nucleolus ein Folgecaryosom.

3. Bei der Bildung der Azygosporen degeneriert der Außenkern, alles Chromatin liegt im Folgecaryosom.

4. Die Parthenosporen enthalten bis zur Reife nur einen Kern, den ursprünglichen Zellkern.

Prag II, Deutsches botanisches Institut, Weinberggasse 3a.

Literaturverzeichnis.

Borge, O. (1913): „Zygnemales“ in Pascher's Süßwasserflora Heft 9. Jena 1913.
Czurda, V. (1922): Zur Cytologie der Gattung Spirogyra I, II. Arch. f. Protistenk. Bd. 44, 45 1922.
Doflein, F. (1911): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena 1911.
Ernst, A. (1918): Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
Gerassimoff, J. (1905): Ätherkulturen von Spirogyra. Flora Bd. 94 1905.
Hartmann, M. (1909): Autogamie bei Protisten. Jena 1909.
— (1911): Die Konstitution der Protistenkerne. Jena 1911.
— (1921): Praktikum der Protozoologie. Jena 1921.
Hartmann u. Schilling (1917): Lehrbuch der pathogenen Protozoen. Berlin 1917.
Karsten, G. (1908): Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis. Flora Bd. 99 1908.
Kauffmann, H. (1914): Über den Entwicklungsgang von Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot. VI, 1914.
Klebahn, H. (1888): Über die Zygosporen einiger Conjugaten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. VI, 1888.
Klebs, G. (1896): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Kurssanow, L. (1912): Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora VI, 1912.
Lundegardh, H. (1922): Zelle und Cytoplasma. Berlin 1922.
Mainx, F. (1920): Einfluß der Alkaloide auf die Kernteilung. Lotos, Prag, 67/68 1919/20.
Mayer, A. (1920): Analyse der Zelle. Jena 1920.
Nathanson, A. (1900): Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Pringsh. Jahrb. Bd. 35 1900.
Němec, B. (1910): Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.
Neuenstein, H. v. (1914): Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. f. Zellf. XIII, 1914.
Overton, C. E. (1888): Über den Conjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. deutsch. bot. Ges. VI, 1888.
Oltmanns, F. (1904/05): Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904/05.
— (1922): Dasselbe. Bd. 1. Jena 1922.
Pascher, A. (1913): „Zygnemales.“ Allgemeiner Teil. Heft 9. Jena 1913.
Peterschilka, F. (1922): Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei Mougeotia. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 1922.
Schussnig, B. (1919): Über den Zellkern der Protophyten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27 1919.
Strassburger, E. (1888): Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche. Jena 1888.
— (1907): Die Ontogonie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. I, 1907.
Tischler, G. (1921/22): Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin 1921/22.
Tröndle, A. (1907): Über die Copulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Ztg. Jahrg. 65 1907.
— (1911): Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra. Ztschr. f. Bot. III, 1912.

Tröndle, A. (1912): Der Nucleolus von Spirogyra und die Chromosomen höherer Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. IV, 1912.

Winkler, H. (1920): Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena 1920.

Wisselingh, C. v. (1921): Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Caryokinese. Beil. z. bot. Centralbl. Bd. 38 1921.

Zacharias, E. (1909): Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei bot. Vol. 3 1909.

Tafelerklärung.

Fixierung: Chromessigsäure, Färbung: Weigert-Hämatoxylin modifiziert.

Tafel 9.

Vergrößerung ca. 2000fach.

Fig. 1. Ruhekern. Fast keine chromatischen Bestandteile im Außenkern.

Fig. 2. Prophase. Abbau, Auflockerung des Gerüstwerkes.

Fig. 3. Streckung des Folgecaryosoms zur amitotischen Teilung.

Fig. 4. Durchgeführte direkte Teilung des Folgecaryosoms. Haptogene Membran gedehnt und als Schlauch sichtbar. Fortschreitende Auflockerung.

Fig. 5 u. 6. Weitere Stadien.

Fig. 7—12. Das Folgecaryosom gänzlich geteilt.

Fig. 7. Ausfällung perlschnurartiger Gerüstfäden im Außenkern.

Fig. 8. Abstoßung von chromatischer Substanz.

Fig. 9. Die abgestoßenen Körner teilen sich weiter (s. auch Fig. 11).

Fig. 10. Deutlicher zyklischer Abbau.

Fig. 11, 12 u. 13. Weitere Stadien.

Fig. 14. Beginn der Tochterkernbildung.

Fig. 15 u. 16. Tochterkerne mit neuem Gerüstwerk und chromatischen Brocken.

Fig. 1a—7c. Kerne bei der Parthenosporenbildung.

Fig. 1a. Beginn der Degeneration des Außenkerns, Auftreten chromatischer Körner.

Fig. 2a—6a. Weitere Stadien. Die Körner ziehen sich auf das Folgecaryosom zurück, der Außenkern wird kleiner, die Membran schwächer.

Fig. 6b. Das Folgecaryosom vergrößert sich und wird inhomogen. Außenkern minimal.

Fig. 7a—7c. Außenkern verschwunden, nur Membranreste noch sichtbar. Das Folgecaryosom verdichtet sich nach Vergrößerung.

Tafel 10.

Phot. mit Imm. $^1/_{12}$ und Oc. 2.

Fig. 1. Streckung des Folgecaryosoms zur direkten Teilung.

Fig. 2. Direkte Teilung des Folgecaryosoms durchgeführt. Haptogene Membran sichtbar als Verbindungsschlauch zwischen den Tochterfolgecaryosomen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Über den physikalischen Zustand von Plasma und Zelle der *Opalina ranarum* (Purk. et Val.).[1]

Von
Josef Spek.

(Hierzu Tafel 11.)

Der Zweck der vorliegenden Arbeit war zuerst ein ganz spezieller. Nachdem ich in den letzten Jahren immer wieder für die Ansicht eingetreten war, daß bei der Aufnahme von Wasser und den darin gelösten Substanzen in die lebende Zelle Zustandsänderungen der Zellmembran und des Zellplasmas, die jeweils unter dem Einfluß des Außenmediums entstehen, von ausschlaggebender Bedeutung sind, mußten neuere Arbeiten, die eine Beteiligung von elektrischen Vorgängen an der Zelloberfläche in Erwägung zogen, mein besonderes Interesse erregen. Girard[2]) hat auf (allerdings keineswegs eindeutigen) Beobachtungen an Blutkörperchen schon 1910 eine solche Auffassung aufgebaut, und dann hat neuerding Jaques Loeb[3]) versucht, dieser Anschauung, durch eine sehr ausführliche Reihe von „elektroosmotischen" Versuchen an Kollodiummembranen nach

---

[1]) Meine bisherigen Arbeiten auf diesem Gebiete, in denen auch die ausführliche Begründung der theoretischen Vorstellungen gegeben wird, sind am Schlusse angeführt.

[2]) Girard: Compt. rend. de l'Acad. **151**, 99 (1910); **153**. 401 (1911).

[3]) J. Loeb: Journ. gen. Physiol. **1**, 717 (1918/19); **2**, 87, 173, 273, 387, 563, 659 u. 673 (1919/20). — Kurze Zusammenfassung in: Science n. s. **53**, 77—84 (1921).



möglichst vielen Richtungen eine physikalische Grundlage zu geben. Die theoretischen Vorstellungen Loeb's haben wohl ihre Feuerprobe noch nicht bestanden, aber es ist ja natürlich auch ganz abgesehen davon von großem Interesse, ob auch bei der Aufnahme von Elektrolytlösungen in lebende Zellen die auffälligen Gesetzmäßigkeiten zu beobachten sind, welche für die Loeb'schen „Kollodiumsack-Modelle" der Zellen gelten.

Die Versuchsanordnung Loeb's besteht im allgemeinen darin, daß ein Kollodiumsäckchen mit den Elektrolytlösungen gefüllt wird, die auf ihren osmotischen Druck untersucht werden sollen. Im Gefäß außerhalb des Säckchens ist reines Wasser. Nun ergeben sich bei einer ganzen Reihe von Elektrolytlösungen sehr abnorme Osmosewerte, die am auffälligsten sind in Lösungen mit mehrwertigen Kationen oder Anionen. Es ist nämlich nach Loeb's Ansicht so, als ob das Wasser in den Membranporen beim Durchtritt elektrisch geladen würde und in Form von positiven Partikeln durch die Membran ginge, und es scheint dann weiterhin, als ob die Wasserpartikel von den entgegengesetzt geladenen Ionen der Lösung also den Anionen angezogen, von den gleichsinnigen Kationen abgestoßen würden. Die Anziehungs- bzw. Abstoßungskraft der Ionen steigt mit ihrer Wertigkeit, so daß man dann eben mit Salzen, deren Anion etwa einwertig, das Kation aber vielwertig ist, oder andererseits bei Salzen, deren Kation einwertig ist, während das Anion Drei- oder gar Vierwertigkeit besitzt, die extremsten Wirkungen erzielen kann. —

Wenn wir nun analoge Salzwirkungen auch an lebenden Zellen nachweisen wollen, müssen wir immer bedenken, daß spezifische Salzwirkungen auch noch andere Faktoren beeinflussen können, welche ihrerseits einen Einfluß auf die Osmose haben. Besonders wenn es sich nicht um sehr ausgesprochene Äußerungen der Elektroosmose unter dem Einfluß der Ionen handelt, müßte man die Gewißheit haben, daß jene anderen Faktoren nicht in Wirkung treten und nicht am Ende gar in gleichem Sinne wie die Loeb'schen Salzreihen die Osmose verändern. — So dürften z. B. Salze, die dadurch besonders gut osmotisch wirksam sind, daß sie durch die Zellmembran nicht durchdringen, auch nicht etwa durch irgendwelche Oberflächenwirkungen die Zellmembranen verdichten oder auflockern, daß dadurch schon rein mechanisch der Austritt von Wasser verschieden erschwert oder erleichtert wird. Es dürfte auch nicht ein Salz nach einer gewissen Wirkungsdauer durch ähnliche Vorgänge auch für seine eigenen Moleküle selbst eine ganz bestimmte Permeabilität

der Membran schaffen, die schließlich so groß wird, daß eine richtige Osmose jetzt gar nicht mehr zustande kommt.

Gerade eine solche allmähliche Änderung der Verhältnisse durch langsames Eindringen eines Salzes und andererseits Differenzen im Vermögen der einzelnen Ionen in die Zelle einzudringen, können da besonders komplizierte und für unsere ganze Fragestellung bedeutsame Verhältnisse schaffen. Wenn Semipermeabilität der Membran und Osmose für eine Zellart für bestimmte Elektrolytlösungen von vorneherein oder wenigstens nachträglich sich nicht mehr nachweisen lassen, dann ist ja damit hier auch die Bedeutung einer etwaigen Elektroosmose jedenfalls nur eine untergeordnete. Es ist gut sich die Resultate der Loeb'schen Modellversuche gerade auch in dieser Richtung vor Augen zu halten. Wir sehen nämlich, daß die Versuche immer nur 20 Minuten (!) fortgeführt werden können, denn dann dringen die Salze allmählich durch die Kollodiummembran durch, und damit ist es dann auch mit all den auffälligen Äußerungen der Elektroosmose aus! So kennt nun auch die Salzphysiologie schon eine sehr große Reihe von Fällen, in denen Tier- und Pflanzenzellen für Salzlösungen ebenso unvollkommene Osmometer darstellen wie das Kollodiumsäckchen: Erst dringen die Salze nicht ein und rufen, wenn das Wasser leicht genug durchtritt, osmotische Erscheinungen hervor. Bald aber gelangt das Salz (vielleicht durch eine Zustandsänderung der Membran) doch in die Zelle, und die osmotischen Erscheinungen hören auf. Etwaige elektrische Vorgänge an den Zellmembranen könnten hierbei im besten Falle die Geschwindigkeit des Wasser- und Salzdurchtrittes beeinflußen; ob das Salz eindringt oder nicht, wird aber natürlich durch andere Kräfte bestimmt und der definitive Gehalt der Zelle an Wasser wird von den zeitweiligen elektroosmotischen Vorgängen ebenfalls unabhängig sein.

Wir sehen somit, mit wieviel Möglichkeiten wir, was die Beeinflussung der Wasseraufnahme und damit des Zellvolumens durch andere Faktoren betrifft, rechnen müssen. Es sind dies nicht etwa nur theoretisch ausgeklügelte Möglichkeiten, sondern Dinge, die auch ich selbst in früheren Arbeiten immer wieder beschreiben konnte, und die wir auch im folgenden wieder vorfinden werden. Selbst wenn also gesetzmäßige Beeinflussungen der Osmose durch elektrische Vorgänge in ähnlicher Weise wie bei den Kollodiummembranen auch bei weniger extrem stehenden Salzen vorkommen sollten, können sie leicht durch die besprochenen anderen Faktoren

verschleiert oder aber oft kaum als solche identifiziert werden; dies um so mehr, da die Loeb'schen Ionenreihen der Elektroosmose mit den Ionenreihen der kolloidalen Zustandsänderungen eine gewisse Ähnlichkeit haben. Es ist also zu empfehlen höchstens solche extreme Wirkungen, wie sie bei den Modellversuchen an Salzen mit mehrwertigen Ionen beobachtet worden sind, als Kriterium für das Vorhandensein elektroosmotischer Kräfte anzusehen, aber auch dabei sich immer Klarheit zu verschaffen, ob gleichsinnig wirkende kolloidale Zustandsänderungen nicht in Frage kommen.

Mit ähnlichen Gesichtspunkten ist bereits auf botanischem Gebiete von R. Collander[1]) eine Prüfung osmotischer Vorgänge vorgenommen worden; und zwar untersuchte Collander den Einfluß von Aluminiumchlorid, Lanthannitrat, Ferrocyankalium, Trinatriumzitrat und Milchsäure auf die Osmose der Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Er kam zu gänzlich negativen Resultaten: Alle die untersuchten Substanzen verhielten sich bei der Plasmolyse der Rhoeo-Zellen normal.

Auf der Suche nach geeigneten tierischen Zellen, bei denen Volumänderungen infolge von Endosmose oder Exosmose möglichst exakt meßbar sein und osmotische Erscheinungen überhaupt deutlich in Erscheinung treten sollten, kam ich auf den Gedanken, osmotische Untersuchungen an *Opalina ranarum* anzustellen. Die wenigen Angaben über Osmose bei Opalinen, die bei früheren Autoren zu finden waren, ließen die Tiere als ganz geeignet für die geplanten Versuche erscheinen. Insbesonders nach Angaben von Paolo Enriques[2]) kam ich zu der Vorstellung, daß Opalinen in allen hypotonischen Salzlösungen und destilliertem Wasser mitunter sogar sehr stark an Volum zunehmen, während hypertonische Lösungen sie schrumpfen lassen. Die Daten über Versuche mit 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8·9 ‰ und dann 1 und 3 % NaCl-Lösung, die Enriques, z. B. auf Seite 346 loc. cit. gibt, erwecken ganz den Eindruck, als ob es sich bei den Opalinen um Tiere mit ausgesprochen semipermeablen Membranen, d. h. Membranen, die für Wasser stark durchlässig für Salze dagegen undurchlässig sind, handle. Ich hatte daher vor, zunächst eine Reihe von Volumbestimmungen an Tieren aus verschieden konzentrierten Lösungen von Alkali- und Erdalkalisalzen zu

[1]) R. Collander: Arch. f. ges. Physiol. 185, 224—234 (1920).

[2]) Paolo Enriques: Atti della r. accad. dei Lincei ser. 5 scienze fisiche 11, 340 u. 392 (1902).

machen, um dann Salze mit hochwertigen Ionen auf ihre Wirksamkeit zu prüfen. An langsamer schwimmenden oder dem Boden des Gefäßes aufsitzenden Tieren läßt sich der größte Breiten- und Längendurchmesser relativ leicht an der Einteilung eines Micrometeroculars messen. In dieser Hinsicht bieten ja die Tiere durch ihre flache Form unvergleichlich günstigere Verhältnisse dar als die meisten anderen Infusorien.

Bevor ich nun auch noch die schon nach den ersten Vorversuchen notwendigerweise ganz abgeänderten Gesichtspunkte, nach denen dann die Arbeit in Wirklichkeit ausgeführt wurde, auseinanderlege, seien die Untersuchungsmethoden, die definitiv beibehalten wurden, kurz beschrieben.

Untersuchungsmethoden.

Die Tiere wurden dem Enddarm von *Rana temporaria* entnommen und mit dem Darminhalt in eine gemischte Salzlösung gebracht, welche folgende Zusammensetzung hatte

95	ccm	Wasser	
40	„	0,3-m	NaCl
12	„	0,3-m	KCl
2,5	„	0,3-m	$MgCl_2$
0,6	„	0,3-m	$CaCl_2$
(2,5	„	0,3-m	$NaHCO_3$)

Dieses Salzgemisch stellte ich zusammen, nachdem ich auch die feinsten Zustandsänderungen des Opalinenplasmas unter der Einwirkung der einzelnen Salze kennen gelernt hatte. Die gemischte Salzlösung sollte, so wie ja das bei den meisten normalen physiologischen Medien der Fall ist, spezifische Wirkungen einzelner Komponenten womöglich gar nicht eintreten lassen und so das Plasma möglichst lange in unverändertem, „normalem" Zustand erhalten. Diesen Zweck erfüllte das erwähnte Salzgemisch, auch wenn die Tiere ohne Nahrung darin gehalten wurden, vollkommen.

Es ist verhältnismäßig leicht auch einfachere Gemische auch von allen möglichen anderen Salzen, sofern sie nur nicht stärker quellend wirken (s. später), zusammen zustellen, in denen sich die Opalinen ziemlich lange unverändert erhalten. Ein solches Gemisch wurde z. B. auch schon von A. Pütter[1]) und nach ihm auch von S. Konsuloff[2]) mit Erfolg benützt. Es hatte die Zusammensetzung:

---

[1]) A. Pütter: Zeitschr. f. allg. Physiol. **5**, 566 (1905).

[2]) S. Konsuloff: Arch. f. Protistenk. **44** (1922).

100 Teile 0,8 % NaCl
5 „ 30 % Seignettesalz
400 „ dest. Wasser

Es erwies sich aber doch immer wieder, daß so ein Salzgemisch wie das obige, gewisse Vorzüge gegenüber den einfacheren hat. Es dürfte ja natürlich die normalen Verhältnisse auch viel eher wiedergeben. Manches andere physiologische Salzgemisch, wie etwa die Ringer'sche Lösung, ist wegen ihres viel zu hohen Gehaltes an Calcium, gegen welches die Opalinen sehr empfindlich sind, nicht zu gebrauchen.

Die Opalinen sind anaërob. Versuche von Pütter (loc. cit.) und Konsuloff (loc. cit.) zeigen die Vorzüge der Abwesenheit von Sauerstoff für die Kulturen. Da ich nun bei meinen Versuchen immer ganze lange Serien von verschiedenen Salzlösungen verwandte, von denen natürlich immer nur kleine Mengen hergestellt wurden, wäre es eine ganz außerordentliche Erschwerung der Untersuchungsmethode gewesen, wenn jedes kleine Quantum der einzelnen Salzgemische vor Gebrauch hätte abgekocht werden müssen. Auch die Benutzung von flachen Kulturschälchen, die direkt unter Präparierlupe und Mikroskop gestellt werden konnten, bot Vorteile, die ich nicht deswegen, weil in diesen die ausgebreitete Flüssigkeitsschicht verhältnismäßig viel Sauerstoff aufnimmt, aufgeben wollte. Ich ging daher darauf aus, die Wirkung des Sauerstoffs durch andere Faktoren möglichst abzuschwächen. Es gelang dies sehr leicht dadurch, daß ich die Kulturen bei niedrigerer Temperatur und zwar bei etwa 10° C hielt. Bei 10° hielten sich die Tiere in den meisten reinen Salzlösungen ohne Nahrung 8—10 Tage lang. Für meine Versuche genügte ein Zeitraum von 8 Tagen vollkommen. Auch die Tiere in der Salzlösung + Darminhalt blieben meist nicht länger als 8—10 Tage am Leben. Die Kultur schien immer dadurch einzugehen, daß sich allmählich eine andere Bakterienflora in ihr entwickelte. Irgendwelche Nährsubstanzen konnten den Einzelkulturen nicht zugefügt werden, da sie ja nur die Versuchsbedingungen kompliziert oder ungenau gemacht hätten. Zur Überführung der Tiere aus einer Kultur in die andere benützte ich immer meine ganz lang ausgezogenen dünnen Kapillarpipetten.

Meine ersten Versuche führte ich nun in der Weise aus, daß ich an einzelnen Tieren den größten Breiten- und Längendurchmesser (in einem kleinen Flüssigkeitstropfen auf dem Objektträger) bestimmte und sie dann in ein Schälchen mit einem Salzgemisch, welches mit Froschblut isotonisch war und einem verschieden hohen

Extrazusatz von 0,3-m KCl- oder NaCl-Lösung setzte. Am nächsten Tag wurden die Tiere wieder in einem Tropfen auf dem Objektträger gemessen. Ich erwartete, daß die Opalinen unter der Wirkung des Zusatzes der Salzlösungen, die ja gegenüber Froschblut stark hypertonisch waren, an Volum abnehmen würden. Dies trat nun aber keineswegs ein, sondern es war im Gegenteil fast durchwegs eine allerdings geringfügige Breiten- und eventuell auch Längenzunahme zu konstatieren. Kaum nennenswerte Volumänderungen ergaben sich auch bei ziemlich starken Verdünnungen der oben erwähnten Kulturflüssigkeit. Zusätze von 6 ccm oder 10 ccm destilliertem Wasser zu je 10 ccm Kulturflüssigkeit ergaben gar keine Volumänderungen. Erst ein Zusatz von 20 ccm destilliertem Wasser zu 10 ccm Kulturflüssigkeit ergab eine geringe Breitenzunahme. Schon diese Befunde machten es mir sehr zweifelhaft, ob man an den Opalinen überhaupt viel von einer typischen Osmose zu sehen bekommen wird, und meine Skepsis wurde dadurch noch viel größer, daß durch Versuche mit reinen Salzlösungen so gut wie sicher gestellt wurde, daß unter Umständen außerordentlich große Volumänderungen auch noch durch andere, nicht osmotische Vorgänge verursacht werden können. Es ergab sich nämlich, daß auch in isosmotischen Lösungen verschiedener Salze das Volum von Opalinen gleicher Herkunft und gleicher Größe sehr verschieden ausfallen kann, daß in manchen Lösungen die Werte ganz außerordentlich von der Kontrolle abweichen und daß die extremen Werte der Breiten- und bisweilen auch der Längendurchmesser sich wie 1:2, ja in der Dicke der Tiere sogar wie 1:7 verhalten können. Wenn man weiterhin sieht, daß Konzentrationsdifferenzen im physiologischen Konzentrationsbereich auch bei einer Salzlösung, die extreme Wirkungen entfaltet, oft ganz minimale Volumunterschiede entstehen lassen, so muß man zu der Überzeugung kommen, daß die Ionen der Salze alle einen spezifischen und dabei sehr ausgesprochenen Einfluß auf die Wasseraufnahme der Opalinen ausüben, während die Ionenzahl demgegenüber nur eine ganz nebensächliche Rolle spielt. Solche Verhältnisse lassen sich aus den Gesetzen der Osmose nicht erklären, wohl aber wird die Kolloidchemie auch die an diesem Objekt zu beobachtenden salzphysiologischen Reaktionen, wie wir sehen werden, restlos aufklären können. Die Salzversuche lehren uns in der Tat in mancher Hinsicht so auffällige und wichtige Zustandsänderungen der Plasmakolloide der Opalinen kennen, wie wir sie kaum bei irgendeinem Einzeller sonst

vorfinden und es hieße mit den größten Fehlerquellen arbeiten wollte man osmotische Versuche an Opalinen ausführen, bevor man die spezifischen Wirkungen der Einzelionen genau kennt. — Von diesen Gesichtspunkten wurde das definitive Programm der Arbeit aufgestellt und ausgeführt. Wir werden in den nächsten Kapiteln zunächst die wichtigsten Erscheinungen der Kolloidchemie der Opalinenzelle kennen lernen und dann erst zum Schluße noch einmal die Frage nach den osmotischen oder elektroosmotischen Erscheinungen aufzuwerfen haben.

Die spezifische Wirkung des Calciums.

Um Gesichtspunke zur Beurteilung der zu beschreibenden Wirkungen des Calciums auf die Opalinenzelle zu erlangen, müssen wir uns kurz die Gesetzmäßigkeiten der Calciumwirkungen an anderem Zellmaterial in Erinnerung rufen. Calciumionen sind so wie nur wenige andere Ionen geeignet die spezifische Wirkung anderer Substanzen durch antagonistische Beeinflussung abzuschwächen. In den Fällen, in denen die Substanzen ihr Eindringen in die Zelle irgendwie optisch direkt verraten, (s. z. B. meine Beobachtungen an Actinosphaerien loc. cit.) kann man oft erkennen, daß das Calcium das Eindringen der Stoffe erschwert oder ganz verhindert. Auch den Wassermolekülen können die Calciumionen den Durchtritt durch die Zellmembran erschweren [1]). Ihre eigene Wirkung bleibt dabei vorwiegend oberflächlich. Diese permeabilitätsvermindernde Wirkung des Calciums kommt in gemischten Salzlösungen, beim Zusammenwirken des Calciums mit anderen Ionen viel deutlicher zum Ausdruck als in reinen Lösungen von Calciumsalzen. — Calcium muß also eine verdichtende Wirkung auf die Membranen haben, und diese hat man mit Erfolg in Verbindung gebracht mit seiner starken fällenden Wirkung auf die Zellkolloide. Ich habe schon in meiner Actinosphaerienarbeit loc. cit. beschrieben, daß sich solche physiologische Fällungen an durchsichtigen, glashellen Protozoenzellen optisch direkt an einer feinen Trübung erkennen lassen. Dringt ein Salz ein, so ruft es diese Trübung in der ganzen Zelle hervor, dringt es nicht ein, so bleibt die Zelle wasserhell. Gerade die schwachfällenden Salze wie etwa die des Kaliums, rufen die Trübung im Innern der Zelle am leichtesten und raschesten hervor. In stark fällenden Salzlösungen, wie denen der Ca-Salze,

[1]) Siehe z. B. M. HERLANT: Compt. rend. soc. biol. 81. 384 (1918).



bleibt die Zelle in mittleren Konzentrationen ganz klar. Dringt das Salz aber zufällig ein, oder gehen wir mit der Konzentration der Ca-Ionen nur um ein Geringes hinauf, so schlägt die optische Reaktion in das andere Extrem um, es tritt plötzlich im Innern der Zelle eine außerordentlich starke Trübung auf, die viel intensiver ist als etwa die Kaliumfällung. Es liegt also ganz auf der Hand, daß gerade die starke fällende Wirkung des Calciums in mittleren Konzentrationen die starke Verdichtung der Membran hervorruft, durch die weder die Calcium- noch die anderen Ionen weiter durchdringen können; wird aber schließlich bei verstärkter Calciumwirkung die Fällung zu grob, so erfüllt sie die Aufgabe der Membranabdichtung nicht mehr[1]), das Calcium verhält sich jetzt ganz ähnlich wie ein grobkoagulierend wirkendes Schwermetallsalz, es fällt sogleich im ganzen Zellkörper die Zellkolloide in meist nicht mehr physiologischer Weise aus. Für die kritische Grenzkonzentration des Calciums ist es also ganz typisch, daß seine physiologische Wirkung ohne alle Übergänge zwischen zwei Extremen schwankt: wir finden darin Zellen, welche vollkommen intakt, normal und wasserhell aussehen, als ob sie von allen verändernd wirkenden Faktoren der Außenwelt völlig abgeschlossen seien, und dann andererseits Zellen mit tiefgebräuntem und meist auch sonst tiefgreifend verändertem Plasma.

Schon die ersten Vorversuche ergaben, daß die Opalinen gegen Calcium außerordentlich empfindlich sind. In unverdünnter RINGER-scher Lösung fand ich meist schon nach kurzer Zeit einzelne tote Tiere. Erhöhte ich darin die Konzentration des Calciumchlorids, so gingen meist alle Tiere nach kurzer Zeit ein. Eine Verdünnung der RINGER'schen Lösung oder Reduzierung ihres Ca-Gehaltes machte die so veränderten Salzgemische viel unschädlicher. Ein Zusatz von 0,6 ccm 0,3-m $CaCl_2$-Lösung auf 150 ccm einer gemischten Salzlösung, wie wir ihn auch in der oben erwähnten Kulturflüssigkeit hatten, wurde gut vertragen. Er beträgt etwa $^3/_4$ der $CaCl_2$-Konzentration der RINGER'schen Lösungen.

Bei den nunmehr angestellten Serienversuchen mit verschiedenen Konzentrationen von $CaCl_2$ in gemischten Salzlösungen oder in destilliertem Wasser ergab sich nun noch folgendes: Die obere

[1]) Bei der Fällung eines Kolloides müssen naturgemäß zwischen den zusammengeballten Niederschlagsbildungen „Lücken“, die vom Dispersionsmittel erfüllt sind, entstehen. Von diesen Lücken, d. h. von der Art des Zusammenschlusses der Flocken muß die abdichtende Wirkung eines Niederschlages außer von der Stärke der Fällung noch abhängig sein.

Grenze physiologischer $CaCl_2$-Konzentrationen liegt bei *Opalina* in der Tat außerordentlich tief. Da es bei manchen Salzlösungen so ist, daß sie bei höheren Konzentrationen indifferenter sind als bei niedrigeren (weil nach meiner Ansicht die Abdichtung der Zellmembranen hier eine bessere und dementsprechend die Permeabilität eine geringere ist als in verdünnteren Lösungen), wurde besonders auch untersucht, ob sich nicht bei höheren Extradosen von $CaCl_2$ doch noch ein indifferenter Konzentrationsbereich finden läßt. In Gemischen wie 10 ccm Ringer + 10,0 ccm $CaCl_2$ 0,3-m, 10 Ringer + 6,0 $CaCl_2$, 10 Ringer + 4,0 $CaCl_2$, 10 Ringer + 2,0 $CaCl_2$, dann weiterhin in 10 Ringer + 4,0 KCl + 4,0 $CaCl_2$ (aus besonderen Gründen angesetzt) und in 10 ccm dest. Wasser + 3,0 NaCl + 3,0 $CaCl_2$ oder 10 dest. Wasser + 3,0 NaCl + 1 MgCl + 2,0 $CaCl_2$ gingen die Tiere überall nach wenigen Stunden unter starker Bräunung und Schrumpfung ihres Körpers ein. Dasselbe Resultat ergaben auch Zusätze von mehr als 1,0 ccm $CaCl_2$ zur neuen Kulturflüssigkeit. Die obere Grenze für $CaCl_2$-Zusätze liegt aber viel tiefer. Es kommt selten vor, daß Zusätze von 0,5 ccm zu 10 ccm irgendeiner anderen unschädlichen Salzlösung überhaupt längere Zeit vertragen werden. Aber selbst ein Zusatz von 0,1 und 0,2 ccm, bei dem die Tiere ja wohl, (wenn es sich nicht um reine Lösungen in destilliertem Wasser handelte) ein oder zwei Tage unverändert und hell blieben, ließ dann auch hier bei Opalina das für die kritische Grenzkonzentration von $CaCl_2$ typische, schon oben besprochene Bild erscheinen: Ein Schwanken zwischen den beiden Extremen von ganz unveränderten, hellen Tieren einerseits und von ganz tiefgebräunten, zusammengeschrumpften Individuen andererseits ohne alle Übergänge. Die große Empfindlichkeit der Opalinen gegen $CaCl_2$ erscheint einem um so erstaunlicher, wenn man sieht, daß bei den meisten anderen physiologischen Salzen mit einem Zusatz von 5,0 oder 6,0 ccm der 0,3-m-Ausgangslösung zu 10 ccm destilliertem Wasser die physiologische Grenzkonzentration noch gar nicht erreicht ist.

Die Versuche mit der Konzentrationsreihe von $CaCl_2$ zeigen, daß irgendeine spezifische Einwirkung des Calciumions auf die Plasmakolloide der Opalinen so stark ausgeprägt ist, daß sie schon bei einer Konzentration von 0,1 auf 10 ccm den Tod der Tiere herbeiführen kann. Wir werden nun später sehen, daß physiologische Fällungen des Plasmas durch die Salze sich auch bei *Opalina* als feine Trübungen kenntlich machen. In völliger Analogie der diesbezüglichen Verhältnisse mit *Actinosphaerium* sehe ich nun auch in

der **plötzlich auftretenden tiefen und sehr bald zum Tode führenden Bräunung des Opalinenplasmas in der $CaCl_2$-Lösung nichts anderes als eine außerordentlich starke Ausfällung der Kolloide**, die auch qualitativ nicht mehr geeignet ist, eine Abdichtung der Zellmembranen herbeizuführen. Die schädliche Wirkung des Calciums braucht ja damit nicht erschöpft zu sein, aber es scheint immerhin schon in der Koagulation des Plasmas ein ausschlaggebender Faktor zu liegen.

Es ist nun von diesem Gesichtspunkt aus die Frage von Interesse, ob sich die schädliche Wirkung des Calciums nicht durch Fällungen vermindernde Faktoren abschwächen läßt. Im Reagenzglasversuch finden wir ja z. B. bei reinen Calciumchloridlösungen eine schwächere fällende Wirkung vor, als wenn sie mit Alkalichloriden kombiniert werden, und ich verweise auf diesbezügliche Kapitel meiner früheren Arbeiten, in denen dargelegt wird, was bei Organismen alles dafür spricht, daß auch hier reine Salzlösungen schwächer fällend wirken. — Wo nun ein mittlerer Calciumgehalt, zusammen mit anderen Ionen wie gewöhnlich eine ziemliche Impermeabilität der Zelle gewährleistet, wird durch Anwendung reiner $CaCl_2$-Lösung die Abdichtung unvollkommen, die Permeabilität vergrößert. Ist die Fällung dagegen — wie offenbar bei den Opalinen bei Anwendung der erwähnten Konzentrationen — in Salzgemischen außergewöhnlich stark, so könnte sie ja vielleicht in reinen $CaCl_2$-Lösungen gerade recht sein, um einen ziemlich normalen Zustand der Schwerdurchlässigkeit der Membranen herbeizuführen. Die Versuche erwiesen nun, daß auch in reinen $CaCl_2$-Lösungen die koagulierende Wirkung noch stark genug ist, um in stärkeren wie in schwächeren Lösungen bis herunter zur 0,1 Lösung in 10 ccm destillierten Wasser schon nach kurzer Zeit eine tiefe Bräunung und schließlich ein Absterben der Tiere unter starkem Zusammenschrumpfen herbeizuführen. Inwieweit die koagulierende Wirkung dabei nicht doch schwächer ist als in den gemischten Salzlösungen, läßt sich an den Versuchen nicht feststellen.

Der Gedanke, daß bei sehr kräftig fällend wirkenden Salzen unter Umständen die reine Salzlösung weniger giftig sein könnte, erscheint einem zunächst etwas absurd, weil doch sonst gerade in den gemischten Salzlösungen der physiologischere Zustand der Zellen erreicht wird. Es gelang mir aber an einem anderen Objekt, nämlich *Bursaria truncatella* gerade für $CaCl_2$ die Richtigkeit des Gedankenganges nachzuweisen, und wie wir weiter unten sehen

werden, führte er mich bei anderen Versuchen auch an den Opalinen selbst zu einem ganz überraschenden Resultat.

Was *Bursaria truncatella* betrifft, interessiert uns hier, daß Zusätze von schwerer eindringenden Salzen wie etwa den Sulfaten in mittleren Konzentrationen, also etwa 0,4 oder 0,6 ccm (oder noch mehr) Na_2SO_4 0,3·m zu 10 ccm Tümpelwasser ohne weiteres vertragen wurden und keine Veränderung der Tiere hervorriefen. Von $CaCl_2$ wirken schon kleinere Zusätze, nämlich schon 0,3 ccm zu 10 ccm Tümpelwasser immer tödlich. Salze, von denen man ein leichtes Eindringen, aber nicht so tiefgreifende Zustandsänderungen wie bei den stark fällenden erwarten muß, unterscheiden sich von den übrigen in ihrer physiologischen Wirkung dadurch, daß sie prompt Encystierung hervorrufen. Im Na_2SO_4-Tümpelwasser wird die Encystierung gegenüber der Kontrolle eher verzögert als beschleunigt, stark fällende und schwach fällende Salze verhalten sich also physiologisch entgegengesetzt. Die Anwendung reiner Salzlösungen liefert nun ganz andere Resultate. Sulfate entfalten plötzlich spezifische Wirkungen, sie lassen schon in schwacher Konzentration, also etwa 0,1, oder 0,2 Na_2SO_4 oder K_2SO_4 in destilliertem Wasser die Tiere unter Schrumpfung eingehen, $CaCl_2$ dagegen erweist sich in 0,2 Konzentration außerordentlich indifferent, die Tiere bleiben unverändert und wasserhell. Erst nach einigen Tagen beginnen sie sich zu encystieren. Es ist also, als ob in der reinen Calciumchloridlösung die Abdichtung der Zellen (ungefähr ebenso wie in Na_2SO_4 + anderen Salzen) gerade die Intensität hat, die geeignet ist, eine Salzlösung indifferent zu machen. Erst nach einiger Zeit dringen kleine Mengen des Salzes ein und wirken encystierend.

Bevor wir die weiteren Konsequenzen dieses Gedankenganges ausdenken, wollen wir noch die Möglichkeit einer antagonistischen Beeinflußung der Calciumwirkung an den Opalinen untersuchen. Da die auffälligsten antagonistischen Salzwirkungen gerade zwischen Salzen vorkommen, die für sich wegen zu schwacher fällender Wirkung leicht eindringen, zusammen angewendet dagegen ihre fällende Wirkung gegenseitig stark steigern, ist eine antagonistische Aufhebung der Calciumwirkung hier von vornherein nicht zu erwarten. Untersucht wurden die Kombinationen: $CaCl_2 + MgCl_2$, $CaCl_2 + LiCl$, $CaCl_2 + NaCl$, $CaCl_2 + KCl$ und $CaCl_2 + KSCN$. Es mag ja wohl sein, daß die in den reinen Lösungen jener Antagonisten, wie wir noch sehen werden, ziemlich gute Dichtung der

Zelloberfläche das Eindringen des $CaCl_2$ etwas erschwert und so die tödliche Wirkung des Ca langsamer zur Geltung kommen läßt als in der reinen $CaCl_2$-Lösung, aber schließlich war der Endeffekt doch immer der, daß im ganzen Plasmaleib die grobe Koagulation eintrat. Vielleicht gibt uns einmal die Kolloidchemie darüber Aufschluß, ob bei kombinierten Salzfällungen eventuell zwei qualitativ verschiedene Niederschlagsbildungen nebeneinander bestehen können, also etwa eine grobe und eine feinere, so daß dann — auf die Verhältnisse an unteren Zellen übertragen — die feinere Niederschlagsbildung die „Löcher" der groben Flockung abdichten könnte.

Im einzelnen sei über die Versuche noch folgendes mitgeteilt. Bei der Kombination $MgCl_2 + CaCl_2$ bleiben die Tiere bei einer $MgCl_2$-Konzentration von 2,0 bis 3,0 nur selten auch noch bei einem $CaCl_2$-Zusatz von 0,5 ccm ein oder zwei Tage am Leben und hell. Eigentlich antagonistische Beeinflussungen der Salze, in der Weise, daß auch die Wirkung des Mg augehoben wird, kommen in beschränktem Ausmaß nur bei ganz niedriger $CaCl_2$-Konzentration (um 0,1 herum) vor. $MgCl_2$ ruft in den hellen Opalinen eine ziemlich intensive Trübung hervor, die sich im Laufe einiger Tage noch steigert. Ich erhielt z. B. in den Versuchen der Tabelle 5 in reinen $MgCl_2$ 2,5 durchwegs deutlich gebräunte Tiere, in $MgCl_2$ 2,5 + $CaCl_2$ 0,15 dagegen waren die Tiere fast gar nicht getrübt und der Unterschied wurde nach 48 Stunden noch auffälliger, weil die Trübung im $MgCl_2$ noch kontinuierlich zunahm. Dann aber traten im $MgCl_2 + CaCl_2$ schon ganz tiefbraune (offenbar schon tote) Tiere neben den hellen unveränderten auf, und am nächsten Tag war die ganze Kultur tot. — In $CaCl_2$ 0,15 rein waren schon am ersten Tag fast alle Tiere tot.

Die Kombinationen $CaCl_2 + LiCl$ und $CaCl_2 + KCl$ ergaben keinen nennenswerten Antagonismus. Die Versuche mit $CaCl + KSCN$ wurden angesetzt, weil ja in der Kolloidchemie eine gegenseitige starke Steigerung der Fällungswirkung dieser Salze eine bekannte Erscheinung ist. Es ergab sich ohne Ausnahme, daß die lethale Wirkung des $CaCl_2$ im Konzentrationsbereich von 0,2 bis 0,75 durch KSCN-Zusätze von 0,5 bis 3,0 nicht aufgehoben werden kann. —

Wenn wir die giftige Wirkung des $CaCl_2$ auf sein Koagulationsvermögen zurückzuführen, so können wir also auch hiernach alle die besprochenen Erscheinungen nur mit der Annahme erklären, daß diese Koagulationswirkung auch schon in ganz schwachen Lösungen viel zu stark ist, und daß selbst in reinen Lösungen ganz geringer Konzentration das Optimum der Fällungswirkungen schon stark

überschritten ist. Ist nun die Fällungswirkung eines Salzes auf das Opalinenplasma so enorm, so werden wohl die anderen Salze auch relativ stark fällend wirken, und es ergibt sich die interessante Frage, ob wir nicht, wenn wir in der Fällungsreihe etwas weiter zurück gehen, bei etwas schwächeren Koagulantien auch in reinen Salzlösungen gerade das Optimum der Fällungswirkung und damit die Eigentümlichkeit vorfinden, auf die wir oben das Calciumchlorid untersucht hatten, nämlich Ungiftigkeit der reinen Lösung.

Das Endglied unserer Schlußfolgerungen lautet also: Da die Ursache der Giftigkeit der reinen Salzlösungen wenigsten bei einigen Salzen gegen Ende der Fällungsreihe bei *Opalina* wahrscheinlich zum Fortfall kommt, ist zu erwarten, daß die reinen Lösungen dieser Salze bei *Opalina* im Gegensatz zu den meisten anderen Organismen auch keine unphysiologischen Wirkungen entfalten.

Aus dieser Erwägung heraus setzte ich große Versuchsserien mit reinen Salzlösungen an. Sie führten sehr bald zur Feststellung einer ganz frappanten Unempfindlichkeit der Opalinen gegen die meisten reinen Salzlösungen. Andererseits lehrten sie mich erst richtig die so ausgesprochenen spezifischen Wirkungen mancher Ionen kennen.

In den meisten Lösungen physiologischer Salze in destilliertem Wasser blieben die Opalinen bis zu einer Konzentration von 3,0 bis 4,0 oder noch mehr ebenso lange am Leben wie in der gemischten Kulturflüssigkeit der Kontrolle. Aber nicht nur das, in Salzlösungen, die nach der Theorie stärker fällend und nicht quellend wirken sollten (wie etwa das Natriumsulfat), blieben sie in Lösungen von 2,0 bis 4,0 auf 10 ccm destilliertes Wasser auch in den meisten Fällen in ebenso unverändertem Zustand wie in der Kontrolle (Über das gelegentliche Eindringen dieser Salze und die spezifischen Wirkungen s. später!). Hiernach erscheint es uns auch ohne weiteres verständlich, daß Pütter (loc. cit.) eine Kulturflüssigkeit benützte, die nur ein Salz von ganz ähnlichen Eigenschaften wie das $NaSO_4$, nämlich Kalium-Natriumtartarat, und NaCl enthielt.

Alle Anzeichen sprechen in der Tat dafür, daß die Durchlässigkeit der Opalinen in den meisten reinen Salzlösungen im Vergleich zu anderen Einzellern recht gering ist. Ich glaube aber freilich nicht, daß die geringe Empfindlichkeit der Opalinen gegen die reinen Salzlösungen nur von diesem Faktor herrührt. Auch wenn die Salze in höherer Konzentration in die Opalinen eindringen, wirken sie nicht leicht lethal. Auch die starke Steigerung der

Oxydationsprozesse dürfte sonst die Giftigkeit der reinen Salzlösung noch erhöhen. Es fragt sich, ob dies bei Anoxybionten wie *Opalina* dieselbe Rolle spielt. —

Die spezifischen Wirkungen der Kaliumsalze.

Die Wirkung des Kaliumions gestaltet sich bei Anwendung von reinen Salzlösungen so eindeutig, daß sich die Versuchsresultate in wenigen Sätzen darstellen lassen.

In allen nicht zu schwachen Lösungen von Kalisalzen zeigen die normalerweise hellen, klaren Opalinen schon nach kurzer Zeit eine feine, diffuse Trübung, welche im durchfallenden Licht als bräunlicher bis tiefbrauner Farbenton erscheint. Die Trübung wird im Laufe der ersten Tage immer intensiver, hat aber meistens schon am zweiten Tage den Höhepunkt erreicht. Je schwächere Vergrößerungen man verwendet, um so deutlicher gestalten sich die Unterschiede; unter der Präparierlupe sind sie bei 10facher Vergrößerung außerordentlich auffällig. Die Fig. 1 und 2 auf Taf. 11 die beide KCl-Tiere darstellen und etwa Fig. 3, die ein — allerdings auch etwas getrübtes — Tier aus NaCl darstellt, zeigen, wie sich diese optischen Unterschiede im Mikroskop bei schwacher Vergrößerung darbieten. Dabei muß ich allerdings gleich betonen, daß nicht etwa, wie es einem nach der Zeichnung scheinen könnte, in den KCl-Tieren größere Granula zur Ausbildung kommen, sondern es wird nur der Lichtbrechungsunterschied zwischen Plasma und Granulen durch die Trübung des Plasmas so verändert, daß sie viel schärfer hervortreten; die Handzeichnung gibt da nur ungefähr den Gesamteindruck wieder. Besonders im Ultramikroskop läßt sich leicht feststellen, daß die Granula im KCl nicht größer werden. Im Dunkelfeld (Paraboloidkondensor) erscheinen auch schon die normalen Opalinen wegen einer sehr feinen emulsoiden Plasmastruktur (s. später) und wegen der zahlreichen leuchtenden Granula milchig leuchtend, und so fällt dann der Unterschied zwischen den getrübten KCl-Tieren, in denen die Trübung wie erwartet die Intensität des Leuchtens noch erhöht, gegenüber den normalen nicht sehr auf. Man kann sich aber von einem solchen Unterschied am sichersten auf die Weise überzeugen, daß man durch leichten Druck auf das Deckglas an der Peripherie der Tiere klare, granulafreie Plasmatropfen hervortreten läßt. Diese Tropfen erscheinen bei normalen Tieren im Dunkelfeld nur sehr schwach leuchtend, fast ganz dunkel, an den KCl-Tieren dagegen milchig leuchtend.

Gerade durch diesen Versuch ist eindeutig gezeigt, daß das Wesen der Trübung eine Veränderung des Plasmas selbst ist, die kaum durch etwas anderes als durch eine Dispersitätsverminderung der Plasmakolloide hervorgerufen sein kann.

Die Trübung des Plasmas der Opalinen bietet genau dasselbe Bild, wie die früher von mir beschriebene Trübung, die man durch verschiedene Salze am hellen Plasma der Actinosphaerien hervorrufen kann, und es lassen sich auch an unserem jetzigen Objekt genau dieselben Gesetzmäßigkeiten feststellen. Wie für die Actinosphaerien so gilt z. B. auch für die Opalinen, daß die Erscheinung für alle Kalisalze, wenn auch mit kleinen quantitativen Unterschieden typisch ist. Da wir es hier mit reinen Salzlösungen zu tun haben, entsprechen wie erwartet diese Unterschiede ganz der Stellung der Anionen in der lyophilen Reihe. Das Rhodankalium, das nach meinen früheren Anschauungen in reiner Lösung am raschesten eindringen soll, ruft auch die Trübung am raschesten hervor, dann folgte KBr und KCl und am Ende steht K_2SO_4, in dem die Tiere bisweilen längere Zeit klar bleiben. Der endgültige Grad der Trübung wird durch zwei andere Faktoren stark beeinflußt, die bei den einzelnen Kalisalzen sehr verschieden zur Geltung kommen, und zwar durch eine immense Wasserabsorption der Zelle und durch das Auftreten neuer Plasmastrukturen (s. weiter unten). Eine starke Wasseraufnahme läßt die Trübung allmählich zurückgehen, so daß dann sekundär die Tiere wieder heller werden und zwar die aus KSCN und KBr heller als die KCl Tiere und diese heller als die aus K_2SO_4, die sogar noch Wasser abgeben. Die verschiedene Intensität der Bräunung geht auch aus den Fig. 9 und 10 (KBr), 1 und 2 (KCl) und 5 (K_2SO_4) klar hervor. — Kleinere Zusätze von K_4FeCy_6 etwa von 0,3 zu 10 ccm unserer gemischten Kulturflüssigkeit rufen auch eine Trübung der Tiere hervor. Wäscht man diese Tiere kurz in destillierten Wasser und überführt sie dann in eine Ferrichloridlösung + Essigsäure, so tritt keine Blaufärbung des Zellinhaltes ein, das $FeCy_6$—Anion scheint also nicht miteingedrungen zu sein.

Die Plasmatrübung ist in Kalisalzen besonders auffällig, sie kommt aber ebenso wie bei Heliozoen auch bei den Opalinen in gesetzmäßiger gradueller Abstufung auch bei anderen Salzen vor. Diese graduellen Unterschiede entsprechen der Reihe, nach der die Leichtigkeit, mit der die Salze in die Zelle einzudringen pflegen, abnimmt. Am nächsten steht dem KCl wohl das ja ebenfalls schwachfällende $MgCl_2$, das gleich oder erst nach

einiger Zeit auch eine recht intensive Trübung verursachen kann, die auch niemals lethal wirkt. Bisweilen kann sie freilich auch ganz ausbleiben (s. später!). In Natrium- und Lithiumsalzen ist die Trübung immer schwächer als in Kalisalzen oder $MgCl_2$. Die Unterschiede zwischen der Wirkung dieser schwachtrübenden Salze untereinander sind bei dieser Versuchsanordnung bei *Opalina* nicht immer sehr typisch. So ist die Trübung auch z. B. in Li_2SO_4 und $MgSO_4$ bald etwas schwächer, bald stärker als in den betreffenden Chloriden. Wie weit da Unterschiede in der Permeabilität der verschiedenen Stämme, oder Spuren von anderen antagonistisch wirkenden Salzen ausschlaggebend waren, wurde nicht weiter untersucht, trotzdem für beides Anhaltspunkte vorlagen. An sich wirkt ja ein Sulfat stärker fällend als das Chlorid, doch gelangt es eben vielfach überhaupt nicht oder doch schwerer als das Chlorid in die Zelle hinein. Es muß da erwähnt werden, daß auch in Na_2SO_4, dessen Ungiftigkeit ich schon oben hervorhob, gelegentlich doch eine Bräunung der Tiere eintrat, die dann sogar intensiver war als die im NaCl.

Die trübende Wirkung der Kalium-, wie auch der anderen Salze läßt sich durch Kombination derselben mit Antagonisten abschwächen oder aufheben. So kommt besonders dem Magnesiumchlorid, das wie erwähnt in reiner Lösung eine fast ebenso intensive Trübung hervorrufen kann wie KCl, auch bei Opalina die Fähigkeit zu, zusammen mit anderen Salzen eine gute Abdichtung der Zelloberfläche zu bewirken. In KCl 2,5 + $MgCl_2$ 2,5 ist die Trübung z. B. viel geringer als in KCl 2,5 allein. Ebenso kann eine Kombination von $MgCl_2$ 2,0 mit LiCl 1,0 überhaupt jede Trübung verhindern. In der Mischung $MgCl_2$ 2,5 + $CaCl_2$ 0,15, von der wir früher schon sprachen, blieben die Tiere bis zum plötzlichen Auftreten der ersten tiefgebräunten Individuen am zweiten Tag völlig wasserhell.

Wir müssen nun noch die zweite, wichtigere spezifische Wirkung des Kaliumions kennen lernen, das ist sein starker Einfluß auf die Wasserabsorption der Opalinen. In den Kulturen von fast allen Kalisalzen erreichen die Tiere ein Volum, das weit über dem der Tiere aus gleichstarken anderen Salzlösungen steht. Die Differenzen sind so auffällig und stellen sich so konstant ein, daß es mir gar nicht mehr nötig schien, stets Kulturen mit einzelnen Tieren anzusetzen, sondern es wurden in die Kulturen meist ungefähr 20 möglichst gleichgroße Tiere hineingesetzt und dann jeweils von den acht bis zehn größten die durchschnittlichen Breiten- oder Längendurchmesser bestimmt. Liegen die Endwerte wie gewöhnlich nicht weit auseinander, so gebe ich einfach diese

an. Ein flüchtiger Blick auf die Fig. 1—5 einerseits und dann 9—12 andererseits lehrt schon wie die Breitendurchmesser etwa differieren. Vorteilhafterweise stimmten die Breiten der größten unbehandelten Tiere auch aus verschiedenen Fröschen bei einer großen Anzahl von Versuchen sehr gut überein, so daß diese Versuche direkt miteinander verglichen werden können. Diese Durchschnittsbreite betrug 12—14 Teilstriche in der Kulturflüssigkeit und war kaum verschieden in NaCl 3,0 rein. Dieser „Kontroll“zahl gegenüber weisen nun die KCl-Tiere eine Breite von 18—19 Teilstrichen auf. Die Länge ist meistens nicht wesentlich verändert. Die Durchschnittszahlen der Versuche, aus denen die abgebildeten Tiere stammten, waren alle etwas niedriger. Die NaCl- (Fig. 3) bzw. die Kontrolltiere hatten einen Durchmesser von 10 Teilstrichen die KCl-Tiere (Fig. 1 u. 2) 16—17 Teilstrichen.

Außerordentlich zunehmen kann bei den KCl-Tieren die Dicke. Leider läßt sie sich nicht ganz leicht genau messen, weil man ja die Tiere nur vorübergehend Hochkant stellen kann und weil die Tiere besonders auch im aufgequollenen Zustand eine etwas unregelmäßige, schwach gedrehte Gestalt haben. Ein normales Tier erscheint von der Seite gesehen fast wie ein Strich und mißt kaum 1—2 Teilstriche, die KCl-Tiere dagegen können zu so aufgeblähten Säcken werden, daß ihre Dicke 7 Teilstriche mißt. Die Dickenzunahme ist aber nicht immer so auffällig. Fig. 6 zeigt ein normales Tier, Fig. 7—8 KCl-Tiere von der Seite.

Am zweiten oder dritten Tage zeigen die KCl — 3,0—5,0 — Tiere z. T. an einer Stelle des Körpers so wie das Tier der Fig. 1 eine riesige Vakule. Die Pellicula des Tieres wölbt sich hier stärker vor; unter ihr hat sich eine klare Flüssigkeit angesammelt.

Die starke Wasserabsorption der KCl-Tiere schreitet im Laufe der ersten Tage immer weiter fort. Sie läßt begreiflicherweise die starke Trübung des Plasmas allmählich etwas zurückgehen. Die starke Aufquellung findet, wenn die Tiere in dem Kaliumsalz bleiben, meist darin ihren Abschluß, daß die Tiere eine sehr typische Veränderung, eine Art von Cytolyse erleiden. Das Plasma zieht sich von der Pellicula zurück und bildet einen zusammengerafften Schleier, der in der klaren Flüssigkeit liegt, die im übrigen die zu einer vollständig kugelrunden, wie es scheint ganz prallen Membran gewordene Pellicula erfüllt. Fig. 13 gibt uns von einem so cytolysierten Kaliumtier, das allerdings aus einer Rhodankaliumlösung gezeichnet wurde, ein Bild. Die Kugeln sind nicht besonders groß, sie dürften schon viel Flüssigkeit abgegeben haben. — Es muß noch betont

werden, daß die KCl-Tiere, welche in der Seitenansicht schon wie pralle Säcke aussehen, wie etwa die von Fig. 7 u. 8 noch nicht cytolysiert sind und noch langsam wimpernd umherschwimmen können.

Auf die Wirkung des Kaliumions haben die Anionen einen großen Einfluß. Setzt man Serienversuche mit isomolekularen Lösungen von verschiedenen Kaliumsalzen an, so erhält man je nach dem Anion typisch abgestufte Wirkungen, die in selten schönem Einklang mit der Quellungsreihe stehen. Ich benützte meist die vier Salze: KSCN, KBr, KCl und K_2SO_4, meist in Konzentrationen von 2,5—5,0. Im Rhodankalium etwa von 3,0 war schon nach drei Stunden sowohl die Trübung als auch die Volumzunahme außerordentlich ausgeprägt. Die Tiere weisen schon eine Breite von 17—20 Teilstrichen gegenüber 13 der Kontrolle auf und auch von der Seite erscheinen sie deutlich aufgebläht. Die Veränderungen schreiten dann aber beim Rhodankalium ganz besonders rasch weiter und es treten hier zuerst die cytolysierten Kugelstadien auf.

Auch im Kaliumbromid tritt Trübung und Aufquellung schon nach einigen Stunden mit großer Intensität ein, aber Membran- und Plasmakolloide scheinen doch nicht so verflüssigt zu werden daß die Zelle so rasch der Abkugelung zustrebt. Die Pellicula hält eine immense Wasserzufuhr in die Zelle aus, welche die Tiere in allen Dimensionen stark wachsen läßt. Die Fig. 9—12 geben uns von alledem ein anschauliches Bild. Die Tiere, mit denen diese Versuche ausgesetzt wurden, waren alle besonders klein. Der Durchmesser der Kontrolltiere aus der gemischten Kulturflüssigkeit betrug nur 11—12 Teilstriche, die Länge etwa 17 Teilstriche. Diesen Kontrolltieren (Fig. 11 u. 12) gegenüber erscheinen die KBr-Tiere (Fig. 9 u. 10) wie die reinsten Riesen. Ihr durchschnittlicher Durchmesser betrug 17—18 Teilstriche. Fast alle hatten auch an Länge und Dicke stark zugenommen. Die größten wiesen eine Länge von 28—32 Teilstrichen auf, also fast den doppelten Betrag von den Kontrolltieren! Bei der Volum- und besonders bei der Dickenzunahme bewahren die Tiere nicht mehr ganz ihre typische Gestalt. Solche sack- oder kürbisförmigen Individuen bieten, wenn sie sich langsam flimmernd durch das Schälchen wälzen, ein eigentümliches Bild dar. — Die Cytolyse tritt im KBr erst nach längerer Zeit ein. —

Die ausgesprochenen Wirkungen des Kaliumchlorides haben wir schon kennen gelernt. Es muß nur noch betont werden, daß die Aufquellung deutlich langsamer erfolgt und nicht so extrem wird wie im KBr. Auch die Cytolyse tritt erst nach einigen Tagen ein

Am negativen Ende der Reihe steht das **Kaliumsulfat**. Die Tiere trüben sich wohl auch darin allmählich. Aber es tritt nicht nur keine Volumzunahme ein, sondern das Volum der Tiere wird allmählich sogar wesentlich geringer als das der Kontrolltiere. Das Ausbleiben der Quellung läßt die Trübung nach einigen Tagen relativ intensiver erscheinen als im KCl. Wir sehen in Fig. 5 ein K_2SO_4-Tier, dessen Breite nur 8 Teilstriche betrug (Durschnitt 7—9 Teilstriche) gegen 10 des NaCl-Tieres (Fig. 3), 18—19 des KCl- und 20 des KBr-Tieres; die entquellende Wirkung des Sulfations übertrifft also die quellende des Kaliumions. Man kann bei Beschreibung der Tatsachen der Benutzung der Ausdrücke von der quellenden und entquellenden Wirkung der verschiedenen Ionen kaum aus dem Wege gehen, so sehr liegt die Deutung auf der Hand, daß eben nur ein mächtiger Einfluß der Ionen auf den Quellungszustand der Plasmakolloide die einzig dastehenden Unterschiede in der Wasserabsorption der Tiere bedingen kann, handelt es sich doch um Versuchsserien mit lauter isomolekularen Lösungen, während in kolloidchemisch indifferenten Salzen wie etwa dem NaCl auch ganz beträchtliche Konzentrationsänderungen kaum nennenswerte Volumänderungen verursachen.

Die kolloidchemische Auslegung der Tatsachen gewinnt noch sehr an Beweiskraft durch Vergleich der so extremen Wirkungen des Kaliums mit denen **anderer Salze**. In ihrer Besprechung und Zusammenstellung bieten uns die kolloidchemischen Gesichtspunkte die beste Richtlinie.

* * *

Von all den anderen Salzen kommen eigentlich nur dem LiBr und LiCl in mancher Beziehung ähnliche Wirkung zu wie den quellenden Kalisalzen, in anderer Hinsicht dagegen unterscheiden sie sich ganz wesentlich von ihnen. Die **Lithiumsalze** erscheinen im Gegensatz zu den Kalisalzen als nicht oder schwer permeierend. Zunächst rufen sie dementsprechend keine sichtbare Veränderung hervor oder es tritt höchstens eine ganz unbedeutende Trübung ein. Eine Volumänderung ist zuerst auch nicht zu konstatieren. Erst nach längerer Zeit macht sich eine solche geltend und zwar am raschesten beim LiBr, langsamer beim LiCl. Sowie die Volumänderung, und zwar eine Volumzunahme, einsetzt, ist sofort eine große Neigung der Tiere zu cytolysierten Kugeln zu werden, zu konstatieren. Beim LiBr z. B. fand ich schon nach 24 Stunden deutlich vergrößerte und verdickte Tiere vor. Es handelte sich um jene

kleinen Tiere von 11—12 Teilstrichen Breitendurchmesser. Die LiBr-Tiere maßen 14—15, sie hatten noch nicht die Breite der KBr-Tiere mit dem Durchmesser von 17—18 erreicht. Auffällig war mir, daß viele Tiere von der Fläche gesehen fast kreisrund waren. An Dicke hatten sie bei weitem weniger zugenommen als die KBr-Riesen. Während aber diese noch tagelang in diesem Zustand weiterlebten, waren im LiBr schon am nächsten Tage alle Tiere cytolysierte Kugeln. Beim LiCl vollzieht sich diese rasche, tiefgreifende Zustandsänderung meist erst am 4. oder 5. Tag. Es macht den Eindruck, als ob die Membranen der Opalinen, sobald einmal die Li-Wirkung einsetzt, sehr rasch (so, wie nach langer starker K-Wirkung) in einen Zustand versetzt werden, in dem sich die typische Gestalt des Tieres nicht mehr lange halten kann und der Kugelgestalt zustrebt, und in dem ein weiteres Schwellen der Tiere nicht mehr möglich ist und die Tiere rasch eingehen. Daß die Volumzunahme unter diesen Umständen nicht die hohen Werte der Kalisalze erreicht, beweist nicht, daß die Quellungswirkung des Lithiums bei den Opalinen im Gegensatz zu anderen Tieren geringer ist als die des Kaliums. Das Aufquellen des Plasmas könnte ja, wenn die Cytolyse eintritt, sein Maximum noch gar nicht erreicht haben. Abkugelung bzw. Cytolyse könnten gerade auf einer gleichsinnigen, nur besonders intensiven Veränderung der Membranen oder sonstiger Oberflächenelemente, ich meine einer besonders starken Aufquellung derselben beruhen.

Das Lithiumsulfat ruft außer einer Trübung keine auffälligeren Veränderungen der Tiere hervor.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die spezifische Wirkung des Lithiums in zwei Phasen zerfällt, eine erste, in der es zunächst die Tiere recht impermeabel macht. Dies steht mit der starken fällenden Wirkung des Li in bestem Einklang und dementsprechend dauert diese erste Phase auch beim schwächer fällenden LiBr am kürzesten, beim Li_2SO_4 am längsten. Die zweite Phase ist durch eine ganz andere tiefgreifende Veränderung ausgezeichnet, die leicht lethal wird und in mancher Hinsicht wie eine gesteigerte Kaliumwirkung erscheint.

Von Interesse ist auch die Wirkung des Magnesiumchlorids. Bei Besprechung der Trübungserscheinungen legte ich dar, daß das $MgCl_2$ vielfach so wie KCl eine rasch eintretende deutliche Trübung hervorrufen kann, die aber auch in stärkeren Konzentrationen nicht leicht lethal wird. Eine starke fällende Wirkung dürfte ihm also nicht zukommen. Wenn wir nun aber sehen, daß in manchen Fällen,

offenbar bei zufälliger Gegenwart von Spuren anderer Salze, oder dann, wenn wir selbst das $MgCl_2$ mit Antagonisten kombinieren, die Abdichtung der Zelloberflächen besonders gut ausfällt, liegt der Gedanke nahe, daß dem $MgCl_2$ irgendeine andere Eigenschaft zukommt, die es zu dieser abdichtenden Wirkung unter geeigneteren Umständen befähigt.

Aus den Opalinaversuchen geht nun eindeutig hervor, daß dem $MgCl_2$ hier eine ziemlich starke entquellende Wirkung zukommt. Wie auch das $MgCl_2$-Tier der Fig. 4 zeigt, sind die Tiere dieser Salzkultur etwas schmäler als die aus NaCl (bzw. auch der Kontrolle). Viel auffälliger wird diese Wirkung des $MgCl_2$, wenn man es zu einer stark quellenden Salzlösung, etwa KSCN oder KCl, zusetzt. Die starke quellende Wirkung von KSCN 2,5 oder KCl 2,5 wird durch einen Zusatz von mehr als 0,5 (am besten 1,0—2,0 ccm) $MgCl_2$ fast völlig aufgehoben. Die Cytolyse, die in KSCN so rasch eintritt, unterbleibt in KSCN + $MgCl_2' < 0{,}5$ vollständig. In KSCN 2,5 + $MgCl_2$ 1,0—2,0 erhielt ich immer eine gesteigerte Trübung, in KCl 2,5 + $MgCl_2$ 2,5 dagegen waren die Tiere weniger getrübt als in $MgCl_2$ rein oder KCl rein.

Von den mittleren Gliedern der Quellungsreihe der Salze ist wenig zu berichten. In Natriumchlorid tritt in den ersten Tagen überhaupt keine Volumänderung ein. Sowohl die Dicke, als auch die Breite der Tiere weisen dieselben Werte auf wie in der Kontrollflüssigkeit. Die Versuche wurden meist mit 2,5—6,0 ccm-Zusätzen zu 10 ccm destilliertem Wasser ausgeführt. Erst nach dem zweiten oder dritten Tag trat, wenn das schwach quellend wirkende Salz eindrang, schließlich doch noch eine ganz minimale Breitenzunahme ein. Über Versuche mit Konzentrationsreihen s. später. Tiere, die 6—8 Tage oder später in NaCl absterben, nehmen meist auch die Form von kleinen und nicht ganz typischen cytolysierten Kugeln an.

Wenn Na_2SO_4 in die Opalinen eindringt und eine Trübung hervorruft, bewirkt es auch eine Volumverringerung und damit das für die meisten Sulfatlösungen typische Spitzerwerden der Tiere. Bleiben die Tiere klar, so verringern sie auch ihr Volum nicht.

Zum Schluß sei noch eine Erscheinung erwähnt, die mit Hinblick auf Befunde, die ich in meiner Zellteilungsarbeit (loc. cit.) an Paramäcien gemacht habe, von Interesse ist. Eine ganze Reihe von Salzwirkungen schienen mir dort auch am leichtesten durch Veränderungen des Quellungszustandes erklärbar zu sein. Nun waren bei manchen Paramäcienrassen solche Quellungserscheinungen und

ihre Folgen (starke Steigerung der Teilungszahl), wie sie bei anderen Rassen etwa in KSCN oder LiCl zu beobachten waren, absolut nicht nachzuweisen, und mancher hat darin vielleicht eine bedenkliche Schwierigkeit für meine Auslegung der Erscheinungen gesehen, trotzdem ja eine Verschiedenheit der Quellbarkeit des Plasmas auch schon infolge einer Änderung seiner Zusammensetzung theoretisch sehr wohl für möglich gehalten werden muß. Ich habe nun dieselbe Erscheinung gelegentlich auch bei Opalinen vorgefunden. Bei den Opalinen mancher Frösche blieb die sonst so starke Aufquellung in den Kalisalzen völlig aus, trotzdem eine deutliche Trübung anzeigte, daß das Salz eingedrungen war. Die Tiere dieser Frösche waren alle durch eine grünliche Färbung des Plasmas ausgezeichnet. Bei *Opalina* kann die Erscheinung nicht anders gedeutet werden, als durch das Fehlen der starken Quellbarkeit der Kolloide. *Opalina* bietet ja den Vorteil, daß man sie in beliebig reinen Außenmedien bekannter Zusammensetzung halten und damit den Einfluß anderer äußerer Faktoren ausschalten kann, während ja gerade dies ein sehr schwacher Punkt aller Paramäcienuntersuchungen ist. Wendet man zur Züchtung der Paramäcien Heuinfusionen an, so tappt man, was die chemische Kenntnis des Mediums betrifft, völlig im Dunkeln und wendet man Suspensionen von Bakterien in reinen Salzlösungen an, in denen mit den z. T. abgestorbenen Bakterien auch alle möglichen Stoffe eingeführt werden, ist der Vorteil, den man damit zu erreichen sucht, in dieser Hinsicht auch sehr problematisch. Es kommt dann noch hinzu, daß auch die eigenen Stoffwechselprodukte der Paramäcien, wie es scheint, physiologisch von großer Bedeutung sind.

Wie sehr nun die quellende Wirkung eines Salzes durch ein anderes beeinflußt werden kann, wie leicht weiterhin die Wirkung eines Salzes durch andere einfach dadurch völlig ausgeschaltet werden kann, daß die Permeabilität der Zelle durch andere Ionenwirkungen stark herabgesetzt wird, so daß nun die Salze alle miteinander nicht mehr in die Zelle hineingelangen, haben wir auch gerade in dieser Arbeit wieder gesehen. Hat man nun aber einmal erkannt, daß irgendwelche Ionen auf den Zustand der Kolloide einen mächtigen Einfluß ausüben können, so muß man erwarten, daß diese ausgesprochenen Ionenwirkungen auch bei solchen rohen Versuchsanordnungen wie bei den Paramäcienkulturen unter geeigneten Bedingungen doch immer wieder in Erscheinung treten und die anderen entgegenwirkenden Stoffe übertrumpfen müssen. Das war der Leitgedanke meiner Paramäcienarbeit, in dem ich durch die Opalinenarbeit aufs Neue sehr bestärkt worden bin.

Die Plasmastruktur der Opalinen und ihre physiologische Veränderlichkeit.

Eine Zusammenstellung der bisherigen Literaturangaben über die feinere Plasmastruktur der Opalinen kann ich mir ersparen, da sie schon in der oben zitierten Arbeit von St. Konsuloff, gegeben wird. Es sei nur kurz auf die Arbeiten von C. Toenniges [1]), H. N. Maier [2]), Kunstler u. Gineste [3]), E. Neresheimer [4]) u. M. Metcalf [5]) verwiesen. Daß diese Angaben sich widersprechen, ist kein Wunder, denn wir werden sehen, daß die Struktur veränderlich ist und auch unter der Einwirkung von Chemikalien ein anderes Aussehen annehmen kann, so daß man besonders mit den Bildern fixierter Präparate außerordentlich vorsichtig sein muß.

Den sichersten Aufschluß über die häufigste Strukturform der Opalinen gibt uns meiner Erfahrung nach das Ultramikroskop. Die direkt dem Froschdarm entnommenen oder in der gemischten Kulturflüssigkeit gehaltenen Tiere, die bei schwacher Vergrößerung klar und wasserhell aussehen, weisen auch bei stärkerer Vergrößerung keine gröberen, ohne weiteres wahrnehmbaren Strukturen auf. Es gilt dies für die große Mehrzahl normaler Tiere. Wie schon erwähnt, weisen nun solche Tiere im Dunkelfeld eines Paraboloidkondensors bei Immersionsvergrößerung keineswegs ein so dunkles, kaum leuchtendes Plasma auf, wie Protozoen mit mikroskopisch homogen aussehendem Plasma wie etwa *Colpidium*, sondern das Plasma erscheint milchig leuchtend, ganz ähnlich wie das von Protozoen mit einer deutlich erkennbaren Struktur, wie etwa das schaumige oder tropfige (emulsionsartige) Entoplasma kleiner Amöben. So ohne weiteres kann man am Opalinenplasma Waben oder Tröpfchen nicht erkennen. Bei genauester Prüfung fand ich aber immerhin immer wieder Stellen, an denen ich lauter feine, kugelrunde Bläschen mit dunklem Inhalt, die von höherer Größenordnung waren als in anderen Partien der Zelle, mit Sicherheit gesehen habe. Ich habe solche Strukturstudien zur eigenen Orientierung noch an vielen anderen Protozoen ausgeführt und komme auch, wenn ich mit dem ultramikroskopischen Bild von anderen Plasmaarten vergleiche, zu dem Resultat, daß das allgemeine ultramikroskopische Aussehen des

---

[1]) C. Toenniges: Sitzber. d. Ges. z. Bef. d. Naturw. Marburg (1898 u. 1899).

[2]) H. N. Maier: Arch. f. Protistenkunde 2, (1905).

[3]) Kunstler u. Gineste: Compt. rend. de l'Acad. 143, 365—367 (1906).

[4]) E. Neresheimer: Arch. f. Protisk. Supl. I, (1907).

[5]) M. Metcalf: Arch. f. Protistk. 13, (1909).

Opalinenplasmas die größte Ähnlichkeit hat mit einem Plasma, in dem man mit aller Sicherheit lauter winzige, sich nicht abplattende, kugelige Tröpfchen erkennen kann und welches ich daher Plasma mit Emulsionsnatur nennen möchte.

Man kann nun in einer ganzen Reihe von nicht quellenden Salzen, so besonders in Sulfaten mit Ausnahme vom Kaliumsulfat, dann besonders schön (aber nicht konstant) im Magnesiumchlorid, bisweilen auch im Natriumchlorid und schließlich in gemischten Salzlösungen mit einer Extradosis von Natriumbicarbonat beobachten, daß diese feine, an der Grenze der Sichtbarkeit stehende Emulsionsstruktur von Tag zu Tag gröber wird, immer größere, sich nur berührende, nicht abplattende Tröpfchen aufweist, die schließlich eine solche Größenordnung erreichen, daß sie selbst bei schwächerer Vergrößerung in durchfallendem Licht oder im Dunkelfeld ohne Mühe erkannt werden können. Tiere mit einer solchen gröberen Emulsionsstruktur bieten bei starker Vergrößerung im Dunkelfeld ein geradezu märchenhaftes Bild dar. Mit außerordentlicher Schärfe heben sich die hellleuchtenden Bläschenränder gegen den dunklen Bläscheninhalt ab. Zwischen die Plasmabläschen sind in noch intensiverem Glanz erstrahlende kleine Granula eingestreut. Nur selten kommt es vor, daß sich die Bläschen gegenseitig abplatten und dann ein regelrechtes Schaum- oder Wabenwerk bilden. Bisweilen findet man, daß sich die oberflächlichste Reihe von den Bläschen direkt unter der Pellicula zu einer solchen Wabenschicht zusammenlegt und eine regelrechte „Alveolarschicht“ im Sinne BÜTSCHLI's bildet, in der die Wabenwände alle senkrecht auf der Oberfläche stehen. Einen solchen Fall zeigt auch das Strukturbild der Fig. 14.

Bisweilen zeigen alle Opalinen eines Froschdarmes eine starke Tendenz in den erwähnten Salzlösungen nach kurzer Einwirkung diese herrliche grobe Emulsionsstruktur auszubilden. Bei längerem Stehen beginnt bei diesen selbst in den gemischten Kulturflüssigkeiten eine gewisse Vergröberung der Plasmastruktur einzutreten. Andere Opalinenstämme bewahren viel hartnäckiger ihr glasartiges Aussehen und die feine kaum als solche erkennbare Plasmastruktur.

Ich versuchte nun die Frage noch weiter zu klären, ob die beschriebene grob emulsoide Struktur, wie mir dies am wahrscheinlichsten erschien, sich auf die feine Struktur zurückführen läßt, welche die Tiere für gewöhnlich aufweisen, oder ob man vielleicht eher daran denken müsse, sich die großen Bläschen durch Aufquellung irgendwelcher Granulen zu erklären. Es muß nämlich betont werden, daß

die Schaumwände der ganz feinen normalen Struktur bzw. die ganze Masse des normalen Plasmas, dem ich diese Struktur zuschreibe, im Dunkelfeld niemals die intensive Leuchtkraft hat, wie die Wände der grob emulsoiden Salztiere. Im normalen Tier leuchten höchstens Granula so stark. Die Frage wurde nun durch ein einfaches kleines Experiment entschieden. Wenn man nämlich durch erhöhten Druck des Deckglases die Pellicula zum Bersten bringt und etwas Plasma nach außen treten läßt, sieht man bei Immersionsvergrößerung im Dunkelfeld, wie zwischen den äußerst intensiv leuchtenden hin und hertanzenden Granulen immer deutlicher Bläschen zu erkennen sind, deren Wände immer intensiver zu leuchten beginnen. Anfangs sehen sie nicht viel anders aus und sind auch nicht viel größer als die, welche ich im normalen Plasma gesehen und beschrieben habe, aber schließlich ist das Endresultat ungefähr so, wie es in Fig. 15 festgehalten ist: Das diffuse Licht der feinen Plasmastruktur hat sich in den stärkeren Glanz der größer gewordenen Bläschen, die hier weiter auseinandergeflossen sind, und in eine kaum leuchtende Flüssigkeitsmasse zwischen Bläschen und Granulen aufgelöst. Die Granulen bleiben unverändert. Man kann schließlich auch im Innern des Tieres durch leichten Druck, der das Tier nicht zum Platzen bringt, nach Belieben die feine Plasmastruktur in eine etwas gröbere, deutliche Emulsionsstruktur überführen. Die Bläschen, die im ausgeflossenen Plasma immer deutlicher sichtbar werden, und die eben erwähnten Bläschen des gepreßten Tieres leiten sich zweifellos von den feinsten Bläschen des normalen Plasmas und nicht irgendwie von Granulen ab. Sie stellen ein Mittelglied zwischen den feinen Plasmabläschen und den groben Tropfen der Salztiere dar. Die Leuchtkraft der Wände scheint direkt unter der Einwirkung des Außenmediums, vielleicht durch eine Verdichtung der Wandsubstanz oder sonstige Veränderungen ihrer optischen Eigenschaften zuzunehmen.

Die wahrscheinlichste und kaum zu umgehende Erklärung der beschriebenen Strukturveränderungen ist die, daß es sich um ein Ineinanderplatzen der sich berührenden Bläschen unter der Einwirkung der betreffenden Salzionen oder des Druckes handelt, daß es mit anderen Worten keine Neuentstehung einer Struktur ist, sondern daß die Struktur ihrem Wesen nach die gleiche bleibt. Wenn wir uns den regelrechten Emulsionscharakter der Strukturen vor Augen halten, könnten wir auch im Sinne der Kolloidchemiker einfach von einer Dispersionsverminderung der Plasmaemulsion sprechen.

Von diesem Gesichtspunkt drängt sich uns die strikte Analogie der beschriebenen Strukturveränderungen mit den auffälligen formativen Beeinflussungen der Actinosphärien auf, die, wie ich l. c. mitgeteilt habe, auch durch ein Zusammenplatzen der hier viel größeren Ectoplasmavakuolen unter der Wirkung von Salzen zustande kommt. Es ist gewiß kein Zufall, daß bei beiden Erscheinungen dieselben typischen und gesetzmäßigen relativen Unterschiede bei der Wirkung der Salze wiederkehren. Auch hier bewirken die Ionen, die am Ende der lyophilen Reihe stehen, die Vergrößerung der Vakuolen am leichtesten. Es sind also Sulfate am besten dazu geeignet, Chloride nur noch in Verbindung mit manchen Kationen, und selbst Sulfate mit einem Kation, welches am Anfang der lyophilen Ionenreihe steht, wie etwa das Kaliumsulfat, bleiben fast immer unwirksam. Ja es genügt sogar zu einem Salze — etwa $MgCl_2$ — das in reiner Lösung die grobe Emulsionsstruktur hervorruft, etwas KSCN zuzusetzen (das, wie wir gesehen haben, nicht etwa das $MgCl_2$ nur am Eindringen hindert), um jede Grobschaumbildung zu verhindern. Bei $CaCl_2$ müßte die Eigenschaft der extremen Stellung des Kations entsprechend gut ausgebildet sein. Nun haben wir ja erfahren, daß das $CaCl_2$ so leicht lethal wirkt. Besonders, wenn die Tiere unter der $CaCl_2$-Wirkung nicht allzurasch absterben, kommt aber doch noch bei vielen eine Veränderung zustande, die zwar zu einem ganz anderen Endresultat führt, aber dem Wesen nach analog sein muß. Es entstehen nämlich im Innern des geschrumpften Tieres einige ganz große Flüssigkeitsblasen, die schließlich zu einer großen zentralen Blase zusammenplatzen.

Die relativen Unterschiede in diesen formativen Wirkungen der Salze sind also bei den Opalinen genau dieselben wie bei den Actinosphärien, was darin begründet erscheint, daß auch hier eine möglichst große Erhöhung der Oberflächenspannung der Wandung sich berührender Bläschen und eine nicht zu geringe, aber auch nicht zu hohe Viscosität der Wandsubstanz das regelmäßige Ineinanderplatzen von Bläschen am sichersten gewährleistet.

Absolut betrachtet ergeben sich zwischen der Wirkung der Salze bei *Opalina* und beim *Actinosphaerium* einige Unterschiede. Auch die Kaliumsalze (und zwar nicht nur Kaliumsulfat), bewirken z. B. bei *Opalina* eine (wenn auch nur sehr feine) Strukturvergröberung, sie lassen Bläschen von einer Größenordnung entstehen, die schon mit Sicherheit durchwegs als solche erkannt werden können, und von den Magnesiumsalzen ist nicht nur das Sulfat wirksam.

Es ist zu erwarten, daß analoge Veränderungen der Plasma-

struktur durch die Wirkung endständiger Ionen auch noch bei einer Reihe von anderen Zellarten vorgefunden werden. Versuche, solche feinste Plasmastrukturen wie die der Opalinen in der erörterten Weise zu beeinflussen, haben ja einen ganz besonderen Reiz, bedeutet doch die Veränderung nicht weniger als ein Sichtbarmachen der an der Grenze optischer Wahrnehmbarkeit stehenden Struktur, über die man sich in früheren Zeiten mit alleiniger Berufung auf offensichtlich nicht ausreichende Mittel direkter mikroskopischer Beobachtung ohne Ende und ohne Ergebnis gestritten hätte. Hier wird die Streitfrage einfach durch eine physiologische „Dispersionsverminderung“ der Struktur entschieden. Erhalten wir als Endresultat der Salzbehandlung eine so herrliche Emulsionsstruktur wie bei *Opalina*, so ist es ganz klar, daß sie nicht aus einer feinreticulären Plasmastruktur entstanden sein kann. Daß sie auch nicht aus einer granulären entstanden ist, läßt sich durch das Fehlen quellbarer Granula überhaupt nachweisen. Im übrigen bleibt auch, wie gerade die Fälle von *Actinosphaerium* und *Opalina* beweisen, eine Schaumstruktur bei Vergröberung Schaumstruktur und eine Emulsionsstruktur bleibt Emulsionsstruktur. Inwieweit besondere Verhältnisse die eine Struktur in die ja fast wesensgleiche andere überführen können, muß im Speziellen untersucht werden. Es sei hier nochmals hervorgehoben, daß sich ein BÜTSCHLI'scher „Alveolarsaum“ gelegentlich auch in einem im übrigen emulsoid strukturierten Plasma ausbilden kann. Schon nach meinen bisherigen Erfahrungen scheint das (früher selten beschriebene) emulsoide Plasma häufiger zu sein als ein richtig wabiges. — Schließlich muß noch in Betracht gezogen werden, ob die Salzbehandlung nicht durch irgendwelche Entmischungsprozesse selbst aus einem homogenen Plasma neue Strukturen hervorzaubern kann. Ob primär ein homogenes oder ein strukturiertes Plasma vorliegt, kann man mit dem Ultramikroskop oft ganz leicht entscheiden. Selbst wenn man nämlich im Dunkelfeld an einem strukturierten Kolloid wegen ungünstiger Lichtbrechung oder zu großer Schichtdicke die Strukturelemente wie Waben- oder Bläschenwände nicht erkennen kann, erzeugen sie doch immer ein ziemlich intensives diffuses Licht, während andererseits Plasmaarten, bei denen ich mich auf keine Weise von der Existenz einer Struktur überzeugen konnte, sehr dunkel, kaum leuchtend erscheinen. Wie weit man in solchen homogen erscheinenden Plasmakolloiden durch die oben erwähnten Salzmischungen überhaupt Entmischungen erzeugen kann, muß erst untersucht werden.

Die salzphysiologische Methode der Strukturvergröberung und

die Tatsache des Vorkommens physiologischer Strukturveränderungen, scheinen zur Hoffnung zu berechtigen, daß das alte Strukturproblem, welches jetzt schon fast wieder in Vergessenheit geraten ist, auf prinzipiell neuer Grundlage erneuter Untersuchung unterworfen werden kann. Zur Analyse der Strukturveränderungen dürften Kolloidchemie und Salzphysiologie brauchbare Arbeitshypothesen liefern. Sobald wir das Wesen von Strukturen und Strukturänderungen physikalisch verstehen, gewinnen die Strukturen für uns eine ganz andere Bedeutung und dokumentieren uns dann vielleicht in gewissem Sinne den jeweiligen Zustand der lebenden Zelle selbst.

Zum Schlusse möchte ich nochmals auf die oben zitierte kleine Arbeit von Kunstler u. Ginest, die ich leider erst nach abgeschlossener Untersuchung kennen lernte, zurückkommen. Es ist darin nämlich eine richtige Abbildung einer *Opalina* mit grobemulsoider Struktur enthalten. Die Autoren kennen auch das andere glasige Aussehen der Tiere. Das Wesen der verschiedenen Strukturen haben sie nicht erkannt, und untersuchen, welches die „normale“ und welches die „anormale“ Struktur sein soll bzw. wieweit die anormale (die nichtalveoläre!) mit einem pathologischen Zustand der Wirtstiere zusammenhängt.

Die osmotischen Eigenschaften der Opalinen.

Wenn man die mitgeteilten spezifischen Wirkungen der Ionen auf die Plasmakolloide der Opalinen kennt, muß man sogleich zur Erkenntnis kommen, daß man eine quantitative Untersuchung eventuell vorhandener osmotischer Eigenschaften etwa mit Methoden wie denen von Fitting [1]) an den Opalinen unmöglich ausführen kann, stehen wir doch vor der Tatsache, daß die Tiere einerseits sowohl auf KCl-Lösungen, die auf Froschblut bzw. unsere Kulturflüssigkeit berechnet hypertonisch sind, als auch in ganz hypotonischen in gleicher Weise mit einer starken Volumzunahme antwortet. Andererseits stellt sich etwa in 2,5 $MgCl_2$ in 10 ccm destilliertem Wasser, also einer hypotonischen Lösung (die Kulturflüssigkeit enthält ungefähr 5,5 ccm 0,3-m-Salzlösung auf 9,5 ccm destilliertem Wasser!) eine ganz beträchtliche Volumverminderung ein! Aber nicht einmal eine qualitative Entscheidung, ob entsprechende Volumdifferenzen in Konzentrationsreihen nun wirklich auf osmotische Erscheinungen zurückzuführen sind, ist leicht, denn wenn wir doch schon mit Quellungserscheinungen rechnen müssen, so müssen wir

[1]) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 56, 1915.

auch bedenken, daß das auch sonst entquellend wirkende Salz in sehr schwachen Konzentrationen quellend, andererseits auch quellend wirkende Salze in höheren Konzentrationsbereichen entquellend wirken können. Ja selbst für eine Volumzunahme in destilliertem Wasser ist eine andere Erklärung als die rein osmotische meiner Ansicht nach viel wahrscheinlicher. Man muß nämlich damit rechnen, daß die so stark quellbaren Plasmakolloide der Opalinen das Maximum der Aufquellung, welches sie in reinem Wasser erreichen können, bei normaler Abdichtung der Zellmembranen noch gar nicht erreicht haben, weil auch das Wasser nicht unbegrenzt durch die Membran dringen kann. Hört nun diese Abdichtung bei Anwendung destillierten Wassers, d. h. beim Fehlen der Salze auf, oder wird sie in sehr verdünnten Salzlösungen unvollkommen, so muß dann noch Wasser in das Plasma aufgenommen werden.

Die geringste Beeinflussung etwaiger osmotischer Erscheinungen durch spezifische Salzwirkungen ist natürlich bei relativ indifferenten Salzen wie NaCl und eventuell noch $MgCl_2$ oder Na_2SO_4 und schließlich ausgeglichenen Salzkombinationen zu erwarten. Die geplanten Versuche mit Konzentrationsreihen dieser Salze konnten nur zum Teil ausgeführt werden, da ich mit dem Beginn der wärmeren Jahreszeit nicht mehr unter den alten Bedingungen weiterarbeiten konnte. Eins aber ergab sich auch schon aus den ausgeführten Versuchen mit absoluter Eindeutigkeit: eine außerordentliche Geringfügigkeit der Volumänderungen gegenüber den oben beschriebenen selbst bei beträchtlichen Konzentrationsdifferenzen.

Bei einer Verdünnung von 10 ccm der gemischten Kulturflüssigkeit mit 6,0, 10,0 oder gar 20 ccm destilliertem Wasser ergab sich überhaupt höchstens in der letzten Lösung ein minimaler Breitenunterschied ohne Zunahme der Dicke. Bei Konzentrationsreihen von $MgCl_2$ rein 0,3-m, 10,0 $MgCl_2$ zu 10 destilliertem Wasser, 5,0 $MgCl_2$ und 1,0 $MgCl_2$ ergab sich eine Volumverminderung in der ersten und zweiten Konzentration. Die Breite der Tiere betrug nach 24 Stunden in I. 12—13, in II. 14—15 gegen 15 in III. und Kontrolle. In 1,0 $MgCl_2$ trat eine geringe Volumzunahme auf 15—17, die aber in den nächsten Tagen wieder zurückging, sobald offenbar so viel Salz in der Zelle war, daß es merklich entquellend wirken konnte.

Die gleiche Konzentrationsreihe von NaCl ergab am ersten Tag für I—III überhaupt keine Volumänderung. In 1,0 NaCl war eine geringe Breiten- und eine deutliche Dickenzunahme zu konstatieren.

Eine solche machte sich dann aber am zweiten Tag auch in II. und III. geltend, sobald das schwach quellende Salz eindrang. (Trübung hier erst am zweiten Tag!).

Einen wirklichen Beweis für die Existenz osmotischer Eigenschaften der Opalinenmembran liefern solche Befunde natürlich nicht, wenn sie auch eine Mitbeteiligung osmotischer Prozesse an den kleinen Volumveränderungen nicht unwahrscheinlich machen. Die Versuchsergebnisse sind jedenfalls auch nicht so schematisch einfach wie die Resultate, welche P. Enriques bei seinen Kochsalzversuchen erhalten zu haben angibt. Auch seine Angaben über das Verhalten der Tiere im destillierten Wasser konnte ich in keinem einzigen Falle bestätigen. Er schreibt nämlich l. c. S. 346, daß sich die Opalinen in destilliertem Wasser in wenigen Minuten zu Kugeln aufblähten. Meine Tiere gingen frühestens nach 1/2 Stunde, meistens aber erst nach Stunden ein. Von oben gesehen wiesen sie dabei gar keine Formveränderung auf. Nur eine ganz minimale Breitenzunahme um etwa einen Teilstrich ließ sich nachweisen. Dies ist insoweit etwas erstaunlich, als die Dicke ganz deutlich, wenn auch nicht übermäßig zunimmt. Auch der Umstand, daß Enriques wahrscheinlich bei höheren Temperaturen arbeitete, macht mir seine Resultate nicht recht verständlich.

Im Sinne des eingangs erwähnten Arbeitsprogrammes von R. Collander wurde noch untersucht, ob ein Extrazusatz von Ceracetat, Lanthannitrat, Aluminiumchlorid, Ferrocyankalium und schließlich Weinsäure zu der Kulturflüssigkeit bzw. zu einer iso- oder hypertonischen NaCl-Lösung auffällige osmotische Wirkungen entfalten, welche die Existenz einer Elektroosmose wahrscheinlich machen würden. Alle Zusätze mit Ausnahme des K_4FeCy_6 wirkten tödlich. Ferrocyankalium wurde bei Anwesenheit anderer Salze in mittleren Konzentrationen gut vertragen. Bei einem Zusatz von 0,3—0,5 ccm K_4FeCy_6 zur Kulturflüssigkeit, die durch einen Extrazusatz von 4,0 ccm NaCl hypertonisch gemacht worden war, ergab sich gegenüber der Kontrolle nicht der geringste Volumunterschied. Die Tiere unterschieden sich von denen aus Kulturflüssigkeit + 4,0 NaCl bloß dadurch, daß sie wie in anderen Kalisalzen getrübt waren. Mit Hinblick auf die Elektroosmose waren also die Versuche gänzlich negativ ausgefallen.

Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

An den Plasmakolloiden der Opalinen lassen sich sowohl auffällige physiologische Fällungs- als auch Quellungserscheinungen beobachten.

Auch für die Opalinen gilt die Gesetzmäßigkeit, daß alle schwach fällenden Salze wie alle Kalisalze und zum Teil auch $MgCl_2$ nach kurzer Zeit in der ganzen Zelle eine feine Trübung hervorrufen und damit verraten, daß sie in die Zellen eingedrungen sind. Etwas stärker fällende Salze lassen die Zellen zunächst ganz ungetrübt. Erst nach längerer Zeit rufen auch sie eine, wenn auch nur schwache Trübung hervor. Offenbar rufen sie eine bessere Abdichtung der Oberfläche hervor, die ihr Eindringen erschwert. Stark fällende Salze wie das $CaCl_2$ verursachen schon in sehr geringen Dosen eine tiefbraune lethale Koagulation des ganzen Plasmas. Die Empfindlichkeit der Opalinen gegen Calcium ist sehr auffällig. Nur bei stärkster Verdünnung bleibt die durch das Ca hervorgerufene Fällung bei Gegenwart anderer Salze noch physiologisch und bewirkt dann eine sehr gute Abdichtung der Zellmembranen.

Mit der starken Fällungswirkung der Salze wird es in Zusammenhang gebracht, daß die Opalinen auffällig hohe Konzentrationen reiner Salzlösungen fast ebensogut wie Salzgemische vertragen.

Antagonistische Beeinflussungen zweier Salzwirkungen kommen bei Salzlösungen vor, die ihre fällende Wirkung gegenseitig steigern.

In Kalisalzen kommt eine ganz enorme Steigerung der Quellung der Zellkolloide zustande. Es ergeben sich gegenüber der Kontrolle Volumzunahmen, bei denen im extremen Fall die Breite und die Länge der Tiere auf das Doppelte, die Dicke auf das siebenfache heranwächst. Die starke quellungfördernde Wirkung des Kaliumions wird stark beeinflußt durch die Anionen. Es ergibt sich für diese die sehr ausgeprägte Wirkungsreihe: $SCN > Br > Cl > SO_4$, die in genauer Übereinstimmung steht mit der Quellungsreihe. Kaliumsulfat wirkt schon entquellend, die Tiere fallen schon schmäler aus als die normalen. Auch die Kationenreihe $K > Na > Mg > (Ca + Mg)$ ist sehr ausgeprägt. Die großen Volumdifferenzen treten in isomolekularen Salzreihen ein.

Sobald in LiBr oder LiCl die Quellung einsetzt, was erst nach einiger Zeit geschieht, gehen die Tiere ein.

Sulfate nicht quellender Kationen, $MgCl_2$ und schließlich Salzgemische mit einer Extradosis von $NaHCO_3$, rufen eine Vergröberung der Plasmastruktur hervor. Diese ist normalerweise äußerst fein emulsoid. Die Bläschen stehen an der Grenze optischer Sichtbarkeit. Unter der Wirkung der erwähnten Salze platzen die Bläschen zu immer größeren zusammen und lassen so die herrlichsten Emulsionsstrukturen entstehen.

Beträchtliche Unterschiede in der Konzentration indifferenter Salze lassen kaum nennenswerte Unterschiede im Volum der Tiere entstehen. Das Vorkommen regelrechter osmotischer Erscheinungen ist bei *Opalina* im physiologischen Konzentrationsbereich recht problematisch. Für die Existenz einer Elektroosmose konnte gar kein Erweis erbracht werden.

Heidelberg, den 16. Juli 1922.

Tafelerklärung.

Tafel 11.

Fig. 1. Stark getrübtes und aufgequollenes Tier mit seitlicher Blase aus KCl 3,0.

Fig. 2. Tier aus der gleichen 3,0 KCl-Kultur.

Fig. 3. Tier aus NaCl 3,0.

Fig. 4. Tier aus $MgCl_2$ 3,0. Am oberen Ende beginnende Grobschaumbildung.

Fig. 5. Tier aus K_2SO_4 3,0.

Fig. 6. Normales Tier von der Seite.

Fig. 7. Stark gequollenes KCl-Tier von der Seite.

Fig. 8. Ebenso.

Fig. 9 u. 10. Stark gequollene kürbis- oder sackförmige Tiere aus KBr 2,5 nach 24 Stunden.

Fig. 11 u. 12. Die sehr kleinen normalen Kontrolltiere zu Fig. 9 u. 10.

Fig. 13. Cytolysiertes und abgekugeltes Tier aus KSCN 3,0.

Fig. 14. Grobemulsoide Plasmastruktur eines Tieres aus Na_2SO_4 3,0 am zweiten Tage. Die Tröpfchen unter der Pellicula haben sich gegeneinander abgeplattet und bilden eine „Alveolarschicht". Nach dem Dunkelfeld auf weißes Papier gezeichnet.

Fig. 15. Struktur von ausgeflossenem Plasma im Dunkelfeld. Ölimmers. 2,0 mm

Verzeichnis meiner früheren Arbeiten auf diesem Gebiete.

1. Differenzen im Quellungszustand der Plasmakolloide als eine Ursache der Gastrulainvagination, sowie der Einstülpungen und Faltungen von Zellplatten überhaupt. Kolloidchem. Beihefte (Th. Steinkopff, separat im Buchhandel) Bd. **9**, 259—400 (1918).

2. Experimentelle Beiträge zur Kolloidchemie der Zellteilung. Kolloidchem. Beihefte Bd. **12**, 1—91 (1920).

3. Der Einfluß der Salze auf die Plasmakolloide von *Actinosphaerium eichhorni*. Acta zoologica, Stockholm, Bd. **1**, 153—200 (1921).

Tabelle 1.*)
Hohe isomolekulare Konzentrationen.

6,0 ccm NaCl 0,3 m auf 10 ccm dest. Wasser	6,0 MgCl in 10 dest. Wasser	6,0 KCl in 10 dest. Wasser	6,0 $CaCl_2$ in 10 dest. Wasser	2,0 $CaCl_2$ in 10 dest. Wasser	1,0 $CaCl_2$ in 10 dest. Wasser
Unverändert klar, langsam flimmernd	Ganz wasserhell, rasch flimmernd.	Alle Tiere deutlich gebräunt.	Braun, zusammengeschrumpft offenbar tot.	Alles tot, zusammengeschrumpft.	
Keine Veränderung. Durchm. im Durchschnitt: 12—14 T.	Schwache Trübung. Leichte Strukturvergrößerung.	Stark gebräunt. Beträchtliche Breitenzunahme. Breite: 18—19. Einige mit großen Vakuolen.	Alles tot.		
Auch etwas getrübt. Offenbar etwas gequollen, denn durchschn. Breite jetzt: 14—15.	Trübung ganz deutlich.	Teils mit großen Vakuolen, teils abgekugelt cytolysiert.			
Keine Flimmerung mehr, sonst unverändert	Zentral gelegene größere Blase.				

Tabelle 2.
$CaCl_2 + MgCl_2$ [1]).

2,0 $CaCl_2$ + 4,0 $MgCl_2$ 10 dest. Wasser	1,0 $CaCl_2$ + 4,0 $MgCl_2$ 10 dest. Wasser	0,5 $CaCl_2$ + 2,0 $MgCl_2$ 10 dest. Wasser	0,5 $CaCl_2$ + 4,0 $MgCl_2$ 10 dest. Wasser	
Braun, geschrumpft, zentrale Blase.	**Kräftig gebräunt. Breite 8—9 T. Langs. flimmernd.**	**Hell oder nur wenig gebräunt. Breite wie bei unbehandelten 12—14 T.**	**Etwas stärker gebräunt als vorige. Unterschied unbedeutend.**	
	Ganz zusammengeschrumpft, tot.			
4. Tag		**[2]) 10 von 25 Tieren völlig normal, rasch flimmernd, nicht geschrumpft. Die anderen ganz dunkel, geschrumpft.**	**Nur 2 von 25 Tieren lebend, normal. Alle anderen ganz dunkel, tot.**	

[1]) Tiere waren gegen $CaCl_2$ verhältnismäßig unempfindlich.
[2]) Schwanken zwischen den beiden Extremen

*) Die Absätze der Vertikalreihen bedeuten die Befunde an den aufeinanderfolgenden Tagen.

Tabelle 3.

Na_2SO_4, $Na_2SO_4 + NaCl$.

4,0 Na_2SO_4 in 10 dest. Wasser	2,0 Na_2SO_4 in 10 dest. Wasser	2 NaCl + 0,8 Na_2SO_4 in 10 dest. Wasser	2 NaCl + 0,5 Na_2SO_4 in 10 dest. Wasser	2 NaCl + 0,3 Na_2SO_4 in 10 dest. Wasser
Alle Tiere ganz hell, normal, flimmernd.				
Hell, flimmernd.	Ebenso wie vorige.	Ganz leicht getrübt. Flimmerung schwach. Breite 12—14 T		Trübung etwas deutlicher.
Hell oder nur wenig getrübt, Breite 10—14 T.		Breite 13—14 T.	Trübung überall deutlicher.	Breite 15—16 T.
Unverändert.	Breite bei einigen 15 T.			

Tabelle 4a.

Kaliumsalze, a) KSCN.

6,0 KSCN in 10 dest. Wasser	3,0 KSCN in 10 dest. Wasser	1,5 KSCN in 10 dest. Wasser	0,75 KSCN in 10 dest. Wasser	3,0 KSCN 0,25 $CaCl_2$ in 10 dest. Wasser
Stark gequollen, sonst normal oder hinten mit großer Vakuole. Breite 19–20 T.	Wie vorige.	Fast alle völlig abgekugelt, aufgebläht cytolysiert.		Zusammengeschrumpft, tot, braun.
Alle Tiere abgekugelt cytolysiert.				

Tabelle 4b.
Kaliumsalze [1]).

3,0 KSCN in 10 dest. Wasser	3,0 KBr in 10 dest. Wasser	3,0 KCl in 10 dest. Wasser	3,0 K_2SO_4 in 10 dest. Wasser	3,0 $MgCl_2$ in 10 dest. Wass.	Kontrolle. Gemischte Kulturflüssigkeit
Schon am 1. Tag alle völlig abgekugelt, cytolysiert, dunkel.	Außerordententliche Volumzunahme. Breite ca 22 T. Ziemlich hell.	Deutlich getrübt und aufgequollen. Dicke oft bis zu 7 T. Breite der größeren Tiere ca. 18 T.	Dunkler als KCl-Tiere nicht dicker geworden. Spitzer und schmäler als KCl-Tiere.	Sehr wenig getrübt.	Völlig glashell. Breite der kleinen Tiere 12, der größeren ca. 16 T.
	Unverändert.	Aufquellung noch auffälliger geworden. Breite 16 T. bzw. 20—21. Scheinen heller geworden zu sein.	Unverändert.	Unverändert.	

Tabelle 5.
Verschiedene Salze.

2,5 KSCN in 10 dest. Wasser	2,5 KSCN + 2,0 $MgCl_2$ in 10. dest. Wasser	2,5 $MgCl_2$ in 10 dest. Wasser	Kontrolle	2,5 KCl in 10 dest. Wasser	2,5 KCl + 2,5 $MgCl_2$ in 10 dest. Wasser	2,5 $MgCl_2$ + 0,15 $CaCl_2$ in 10 dest Wasser	0,15 $CaCl_2$ in 10 dest. Wasser
Cytolysierte runde Blasen mit geschrumpftem ganz dunklem Inhalt.	Keine Cytolyse, sehr starke Bräunung, keine Grobschaumbildung.	Deutlich getrübt, aber viel weniger intensiv als 2.	Wasserhell. Breite 11—13. Länge 16—17.	Sehr beträchtliche Volumzunahme. Breite 15—18. Länge 22—28. Gut getrübt.	Weniger getrübt als 5, aber entschieden dunkler als 4. Breite 14—15. Keine Schaumstruktur.	Deutlich heller als 3. Schmäler und spitzer als Kontrolltiere. Breite bei vielen 7—8. Bei den größeren 11—12. Länge 16—17.	Die meisten tot, dunkelbraun, zusammengeschrumpft. Einzelne noch flimmernd, nur schwach getrübt, mit riesigen zusammengeplatzten Vakuolen im Innern.
		Bräunung sehr intensiv. Ausbildung einer Grobschaumbildung setzt ein.	Wasserhell	Keine wesentliche Veränderung.	Weniger getrübt als 3. Aufquellung deutlich.	Viel heller als 3. Einzelne aber tot, dunkel.	Alle tot.

[1]) Im Material viele kleine Frühjahrstiere.

Tabelle 6.

Bromide.

2,5 NaBr in 10 dest. Wasser	2,5 LiBr in 10 dest. Wasser	2,5 KBr in 10 dest. Wasser	Kontrolle
Hell, keine Trübung, kaum anders als Kontrolle.	Nach 24 Stunden. Deutliche Volumzunahme. Annäherung an kreisrunde Form. Etwas dicker. Unbedeutend getrübt. Breite 14—15.	Größenzunahme nach 24 Stunden enorm. Breite 17—18. Länge der größten Tiere 28—32. Trübung unwesentlich.	Wasserhell. Breite 11—12. Länge bis 17.
Keine auffällige Veränderung.	Die meisten kuglig cytolysiert.	Unverändert.	Unverändert.

Studien über Ciliaten des nordatlantischen Ozeans.
II.

Von
Dr. med. et phil. **Werner Busch** (Hamburg).

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Strombidium conicum (Lohmann) Wulff. Diese Art scheint stark zu variieren. Außer der (früher (1) erwähnten) *forma elongata* Leegaard fand ich häufig Exemplare, die bemerkenswerte Unterschiede in dem Verhältnis der Hüllenlänge zur Körperlänge aufwiesen. Oft betrug die Hüllenlänge nur $^1/_3$ der Körperlänge. Die Hülle war stets längsgestreift, ohne deutlich sichtbare Felderung. Ob diese Varietät, die ich *forma brevitecta* nennen will, typisch für das Stromgebiet der Westwindtrift und den Golfstrom ist, werden erst eingehendere Untersuchungen entscheiden können. — *Strombidium conicum* ist als eine mehr litorale Form zu betrachten, die vielleicht für die Westwindtrift gar nicht typisch ist und nur durch Strömungen fortgeführt von ihren Hauptvolkszentren aus die Nordsee und die Norwegische See bevölkert. Lohmann hat für *Str. conicum* zuerst, danach hat Gran festgestellt, daß *Str. conicum* hauptsächlich in den obersten Wasserschichten sich aufhält und schon in 15 m Tiefe spärlich ist. Diese Ciliaten sind außerordentlich großen Schwankungen im Salzgehalt und der Temperatur angepaßt und zeigen sich auch schon darin als echte Bewohner des Seichtwassers und der küstennahen Meeresgebiete. Zum Beispiel sind im selben Jahr 1912 im Juni—Juli in der Kieler Förde von Wulff bei einem Salzgehalt

von 13,7 Prom. und 15,4 Prom. sowie 13,7° bzw. 19,6° Celsius 1200 bzw. 4400 Individuen gefunden worden und an einer Fangstation zwischen den Shetlandinseln und Schottland (60° 02′ N, 3° 13′ W) 2300 in 1 l Wasser bei 8,7° C und 34,97 Prom. Wulff hat *Str. conicum* in dem ganzen Gebiet der Barentssee nicht angetroffen. Das ist sehr auffällig und ein weiterer Beleg dafür, daß *Str. conicum* als reine Nordseeform aufzufassen ist, die nur durch Strömungen von ihrem Hauptwohngebiet verdrängt wird. Nach dem genauen Reisejournal der Expedition des Forschungsdampfers Poseidon in das Barentsmeer 1913 ist es auch im Wasser, das sicher aus dem warmen atlantischen Wasser der Nordkapströmung stammt, nicht vertreten gewesen, trotz des an einzelnen Stationen durchaus zum Existieren geeigneten Salzgehalts und der Temperatur (z. B. 9,65° C, 33,95 Prom. in 69° 2′ N, 37° 30′ O). Ob dagegen die früher erwähnte *f. elongata* Leegaard und *forma brevitecta* ozeanische Varietäten darstellen, muß noch unentschieden bleiben.

Strombidium reticulatum (Leegaard) Busch. Außer den früher (1) beschriebenen Formen ließen sich spärlich wohlausgebildete Exemplare finden, bei denen die Hülle fehlte. Der ganze Körper zeigte sich mehr rund, nicht länglich und wies keinerlei Trichocysten und keine deutlich erkennbare Trennung von Ecto- und Entoplasma auf. Die Körpergröße, der Zapfen und die Anordnung der Membranellen machen es mir trotzdem wahrscheinlich, daß es sich um *Str. reticulat.* gehandelt hat (Fig. 1). Das gleichzeitige Vorkommen von *Str. conic. forma brevitecta* läßt die Annahme zu, daß die Reduktion der Hülle überhaupt ein Merkmal der Hochseestrombidien ist. Auch könnten es mit der Westwindtrift eingeschleppte in südlichen Meeresgebieten beheimatete Ciliaten sein.

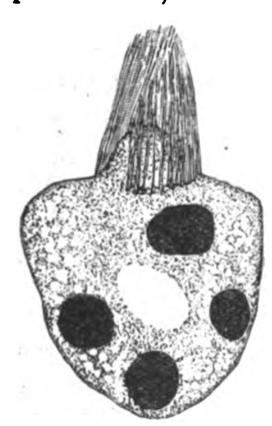


Fig. 1.

Sphaerotrichium Wulff. Wulff (6) beschreibt ein oligotriches Ciliat, das er zahlreich in dem Centrifugensediment von Wasserproben der norwegischen See, der Barentssee, in der Nähe des Nordkaps, der Nordsee und Beltsee angetroffen hat. Vor ihm scheinen Lohmann (3) und Meunier (5) diese Species beobachtet zu haben, ohne sie (infolge der damals noch mangelhaften Technik) näher bestimmen zu können. Wulff beschreibt die Art *Sphaerotrichium elegans* als ciliates Infusor mit vollkommen kugeliger Oberfläche, die nur an einer Stelle durch die eingesenkte Mund-

öffnung unterbrochen wird. Diese Öffnung wird von einer Membranellenzone umstanden, die sich allmählich in die Einsenkung (den „präoralen Höhlenbogen“) hineinzieht, an deren Grund das Cytostom exzentrisch liegt. Eine Hülle hat Wulff nicht feststellen können. Doch läßt er die Frage unentschieden, da er bei direkter Aufsicht auf das Peristom in einiger Entfernung von der Membranellenzone einen Rand „wie von einer Schale“ sehen konnte.

Ich habe ciliate Infusorien, die in Größe und Gestalt *Sphaerotrichium elegans* durchaus gleichen, ebenfalls in oft zahlreicher Menge hauptsächlich an der Oberfläche der Station Ir. 4 des nordatlantischen Ozeans antreffen können. An einigen Exemplaren ließ sich der Aufbau der Peristomfläche genauer studieren. Das Peristomfeld ist von einem Kranz adoraler Membranellen umstanden, wie sie von Wulff (4) geschildert sind. Auch die Querwülste zwischen je zwei Membranellen sind stets gut ausgeprägt. Das Peristomfeld senkt sich steil in die Tiefe, um mit oft scharfem Randsaum zu enden. Unterhalb dieses Randsaumes öffnet sich plötzlich breit das Vestibulum, das wechselnd breit aber doch stets von erheblicher Ausdehnung zu sein scheint. Unter dem Randsaum des Peristomfeldes ist der Durchmesser des Vestibulums am größten, so daß dieser Saum auf dem optischen Querschnitt wie eine Leiste weit vorspringt. Ich halte es für durchaus möglich, daß dieser Saum von Wulff als Rand einer Schale angesehen worden ist. Das Vestibulum ist exzentrisch an einer Stelle eingeengt. An dieser Stelle liegt der Kern, dessen Struktur Wulff genauer beschrieben hat (Fig. 2). Ich habe auch stets einen länglichen und häufig auch runden Macronucleus gesehen. Der wurstförmige Kern, den Lohmann und Wulff nur an Exemplaren aus der Kieler Förde angetroffen haben, dürfte vielleicht doch einer besonderen *Sphaerotrichium*-Art zugehören. Überhaupt ist es durchaus notwendig, daß dieses noch nicht sicher studierte Genus näher untersucht wird.

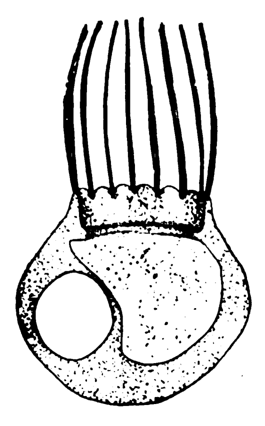


Fig. 2.

Wie Wulff, so habe auch ich manchmal die Anlage einer neuen Wimperspirale bemerkt. Dies scheint in der Nähe des Macronucleus stattzufinden und ist sicher der Vorbote der Teilung. Stets ist der Körper an dieser Stelle stark abgeplattet und häufig etwas eingesenkt. Auch bei den meisten Sphaerotrichien ließen sich durch Osmiumsäure sich schwärzende Olein (?)-haltige Substanzen feststellen.

Thalassiomastix nov. genus.

Auf Station 60° 8' N. Br., 6° 34 W. L. ließ sich in 25 m Tiefe ein eigenartiges ciliates Infusor finden, das hauptsächlich charakteristisch durch die lange unpaare Schwanzgeißel ist, die an dem verschmälerten wimperlosen, dem Periostom entgegengesetzt gelagerten Zellteil entspringt. Es mehren sich, besonders nach der Einführung des FLEMMING'schen Gemisches zur Konservierung von Wasserproben, Beobachtungen über Ciliaten, die außer den Cilien noch eine Geißel zur Steuerung besitzen.

Zum Unterschiede von *Balanion comatum* WULFF (4), mit dem das Ciliat in der Größe durchaus übereinstimmt, steht das Peristomfeld mehr seitlich. Das Peristomfeld ist rings von längeren Cilien umgeben, über deren genauere Anordnung ich aber nichts aussagen kann. Am aboralen Körperpol entspringt die Geißel in einer flachen Vertiefung. Dieser Teil des Zellkörpers ist völlig wimperlos. Nach dem Peristomfeld hin scheint sich der Zellkörper ebenfalls sanft abzuflachen. Ein großer stärker lichtbrechender Körper, den ich für den Macronucleus ansehe, lag mehr dem Geißelpol genähert. Große, fettes Öl enthaltende, durch die Osmiumsäure geschwärzte Körper waren, wie bei den meisten marinen Ciliaten, vorhanden (Fig. 3).

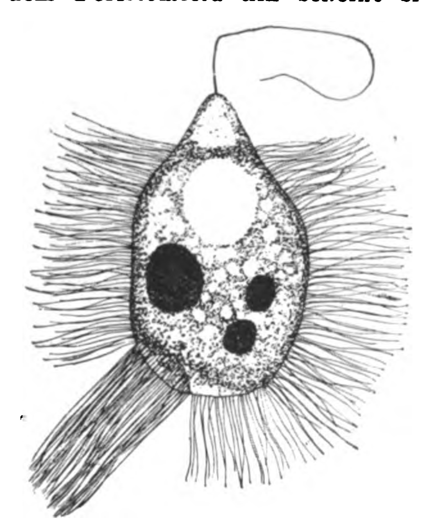


Fig. 3.

Das Plasma ist deutlich granuliert und läßt ein Ectoplasma vom Entoplasma abgrenzen. Ich möchte dies neue Genus *Thalassiomastix atlantica* nov. gen. nov. spec. nennen. —

Nebenstehend ist ein ideales Profil dargestellt zwischen drei Fangstationen (Ir. Nr. 2, Nr. 3, Nr. 4) (Fig. 4). Die Isothermen geben ein sehr instruktives Bild von der schroffen Wasserscheide die in Gestalt des WYVILL-THOMSON Rückens das Becken des Atlantischen Ozeans vom Polarmeer trennt. Unterhalb 600 m Tiefe füllt in Nr. 4 kaltes Polarwasser die Tiefe bis 1100 m an, während der Ausläufer des Golfstromes, die Westwindtrift, Jr. 3 in 800 m Tiefe 7,15° C warmes Wasser vorhanden sein ließ. Nordöstlich dieser

Wasserscheide betrug die Temperatur in 800 m Tiefe — 0,32° C. An allen drei Stationen waren die Strombidien nur in einer schmalen Wasserschicht von 50 m zu finden. Unterhalb 50 m ließen sich auch keine toten Exemplare antreffen (Tabelle 1). Wenn wir die einzelnen *Strombidium*-Arten auf ihre Tiefenverteilung und Individuenzahl hin betrachten, so ist *Strombidium reticulatum* am zahlreichsten.

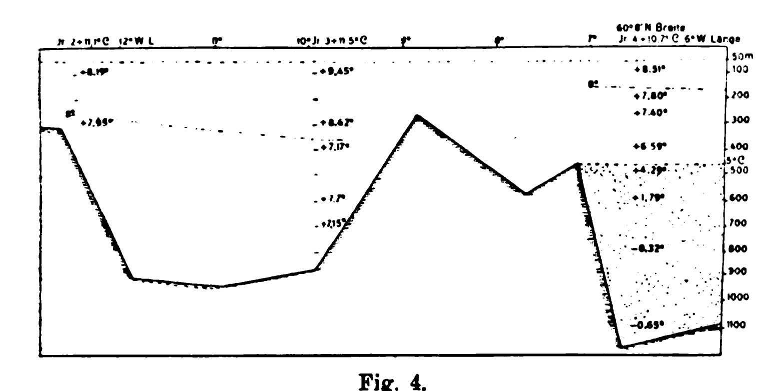


Fig. 4.

Es ist kein Zweifel, daß sich unter den nicht näher bestimmten Strombidien bei Gran (7) hauptsächlich *Str. reticulatum* (*Strombidium minutum* Wulff) befunden hat. Es handelt sich bei *Str. reticulatum* ganz offenbar um eine reine Hochseeform, die mit der nordatlantischen Westwindtrift bis in die Barentsee getrieben und anscheinend höhere Salzgehaltswerte bevorzugt (zwischen 34 Prom. und 35 Prom.), vielleicht stenohalin ist. In der Kieler Förde hat sie Wulff nicht angetroffen, dagegen ist *Stromb. reticulatum* in der Nordsee häufiger. Die Tiefenverteilung richtet sich bei dieser Art anscheinend weder nach der Temperatur, noch dem Salzgehalt, noch der Dichte des Meerwassers. Die Strombidien scheinen allgemein typische Vertreter der obersten Wasserschichten bis ca. 100 m zu sein, und sind tiefer nur selten anzutreffen. Die Bevorzugung der Oberfläche kann nur durch zwei Momente bedingt sein. Entweder ist sie durch positive Phototaxis oder vermehrte Nahrung bedingt. Da Bakterien und vielleicht auch kleinste Flagellaten neben Detritusbröckelchen die Hauptnahrung dieser Ciliaten wahrscheinlich darstellen, läge für eine so plötzliche Volksverminderung nach der Tiefe kein rechter Grund vor. Denn gerade in diesen Schichten bis ca. 200 m Tiefe ist die Diatomeenentwicklung recht stark und in tieferen Schichten fallen recht große Diatomeen- und Peridineenzellenmengen der bakteriellen Zersetzung anheim.

Tabelle 1.
Die Verteilung der Ciliaten auf die Tiefenstufen. Anzahl in 1000 ccm Wasser.

Tiefe	60° 22′ N. Br. 12° 46′ W. L.	60° 23′ N. Br. 9° 58′ W. L.	60° 8′ N. Br. 6° 34′ W. L.
0 m	*Strombidium* „ *reticulatum* 320 „ „ i. Zerfall 40 „ „ hüllenlos 20 „ *conicum* 20 „ „ *f. brevitecta* 24	?	*Strom. reticul.* 536 „ „ m. Parasiten 67 „ *conicum* 67 „ „ *f. brevit.* 67 „ *delicatissimum* 402 „ *bühringae* 67 *Sphaerotrichium* species 462
5 m	*Strombidium retic.* 138	?	*Str. reticulatum* 150 „ „ cilienlos 17 „ *conicum* 117 „ „ i. Zerfall 17 „ m. Parasiten 33 „ „ *f. brevit.* 17 „ species 17 *Sphaerotrichium* 50 *Mesodinium* 50
25 m	Ciliaten 0	*Strombidium conicum* „ *f. brevitecta* 56 *Sphaerotrichium* 28	*Str. reticul.* 80 „ „ c. Parasit. 13 „ *conicum* 13 „ species 13 *Thalassiomastix* 13 *Sphaerotrichium* 26
50 m	*Strombidium reticulatum* 92	*Str. ret.* 28 „ *delicatiss.* 28 *Sphaerotrichium* 28	*Stromb. retic.* 30 „ „ i. Zerfall 15 „ *conic. f. br.* 15 *Sphaerotrichium* 80 Ciliat. species 60
100 m	*Sphaerotrichium* 20	Ciliaten 0	Ciliaten 0
300 m	0	0	0
400 m	—	Ciliat. spec. 20	Ciliat spec. 8
600 m	—	0	*Stromb. retic.* i. Z. 14
800 m	—	0	0
1100 m	—	—	0

Cellulosehaltige Membranen z. B. der zahlreichen *Peridineen* pflegen schon in den obersten Schichten schnell aufgelöst zu werden, da in tieferen Schichten nur spärliche Reste angetroffen zu werden pflegen. Es müßten also die *Strombidien* nach der Tiefe hin zunächst nur langsam abnehmen. Meiner Ansicht nach handelt es sich

um einen Fall von positiver Phototaxis, was ich an dem Beispiel von *Strombidium conicum* noch näher ausführen möchte.

In der beifolgenden Tabelle (Tab. 2) sind die Zahlen angegeben, die WULFF für *Str. conicum* an einer Stelle der Kieler Förde gefunden hat, für 1000 ccm Wasser. In dem Mischwasser handelt es

Tabelle 2.

Die Verteilung von *Strombidium conicum* auf die Tiefenstufen in der Kieler Außenförde. Anzahl in 1000 ccm Wasser.

Datum	12. 7. 1912	20. 7.	26. 7.	23. 8.	11. 9.	4. 10.	4. 11.	6. 12.
0 m Tiefe	2900	1600	2400	5000	2000	840	40	0
5 m "	?	?	?	?	?	?	?	v.
10 m "	?	?	?	?	?	?	?	0
15 m "	500	500	4400	200	100	0	0	0
Mischwasser	1640	2400	2720	240	480	240	240	0

Datum	24. 1. 1913	13. 2.	7. 3.	27. 3.	9. 4.	23. 4.	30. 4.	10. 5.	21. 5.
0 m Tiefe	120	1160	760	1120	1500	1000	100	4000	0
5 m "	160	120	880	1400	1800	700	?	4400	1200
10 m "	?	120	480	1360	100	100	?	1600	3300
15 m "	160	200	280	?	100	0	0	0	800
Mischwasser	800	160	1200	720	320	360	320	0	160

sich um eine Wasserprobe, die aus allen Schichten gleichmäßig gemischt ist. Die Anzahl ist in den obersten gut beleuchteten Wasserschichten fast durchweg am größten. Daß es am 26. 7. 12 umgekehrt ist, beruht darauf, daß kurz vorher starke Windmischungen des Wassers vorgekommen sind, die die Unterschiede verwischt haben. Auch ist es durchaus möglich, daß manchesmal durch einen lange anhaltenden intensiven eingehenden Unterstrom (1) zahlreiche Exemplare aus einem volksreichen Gebiet der Beltsee bzw. des Kattegats eingeführt und sich demnach dann hier am zahlreichsten finden werden. Die Monate März bis Mai und Juli bis September scheinen entsprechend den Befunden LOHMANN's in der Kieler Förde die Monate des Hauptauftretens zu sein. In diesen Monaten pflegen ja auch recht große Mengen toter pflanzlicher Zellen (hauptsächlich Diatomeen und Peridineen) bakteriell zersetzt zu werden, wodurch große Mengen von Bakterien geschaffen werden. Die Anwesenheit dieser großen Bakterienmengen wird meiner Ansicht nach auch stets das zahlreiche Vorhandensein dieser eurythermen und euryhalinen Ciliaten erklären.

Literaturverzeichnis.

1) Busch (1921): Studien über Ciliaten des Nordatlantischen Ozeans und Schwarzen Meeres. 1. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 42.
2) Busch (1917): Über das Plankton der Kieler Förde im Jahre 1912/13. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel, Bd. 18.
3) Lohmann (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes... Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel, Bd. 10.
4) Wulff (1916): Über das Kleinplankton der Barentssee. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland, Bd. 13.
5) Meunier (1910): Campagne arctique de 1907. Brüssel.
6) Krümmel: Handbuch der Ozeanographie.
7) Gran (1912): Bulletin planctonique. Kopenhagen.

[Aus der Klinik für kleine Haustiere (Prof. Dr. H. Jakob)
der tierärztlichen Hochschule zu Utrecht (Holland)].

Plaut-Vincent'sche Angina und das Auftreten der fusiformen Bazillen und der Spirochäten in der Maulhöhle einiger Tiere.

Von
Dr. A. Klarenbeek.

Fusiforme Bacillen sind nach ihrer Entdeckung durch Miller im Jahre 1882 bei zahlreichen Affektionen, bei denen die eine oder die andere Form der Gewebsnekrose auftritt, beschrieben worden: bei Laryngitis membranoulcerosa, bei Appendicitis, Lungengangrän, in stinkendem Eiter, ferner bei pyämischen und septicämischen Prozessen.

Zusammen mit Spirochäten sind sie noch häufiger angetroffen worden: immer beim Menschen in der normalen Mundhöhle, in dem Zahnstein oder auf den Tonsillen; ferner bei P.V.A.,[1]) Stomatitis ulcerosa, Noma, Balanitis erosiva bzw. gangraenosa oder Schankergeschwüren, bei Enterodiarrhoe des Kindes und ähnlichen Prozessen, bei Ulcus phagedaenicum, bei Dacryocystitis (Löhlein), mit anderen Worten im allgemeinen bei Krankheitszuständen, die mit mehr oder weniger starker Gewebsnekrose verbunden sind. In den meisten Fällen spricht man dabei von einer Symbiose zwischen den beiden Microorganismen.

Fusiforme Bacillen, Spirochäten und auch Spirillen kommen vielfach bei Prozessen vor, wo sich übelriechender Eiter bildet und

[1]) Plaut-Vincent'sche Angina.

wo Nekrose entsteht. Alle drei Microorganismen sind stark anärob und serophil.

Die Krankheit, bei der die Symbiose zwischen den fusiformen Bacillen und den Spirochäten eine Rolle zu spielen scheint und die nach dem Kriege in hohem Grade die Aufmerksamkeit erregt hat, ist die P. V. A. Bei dieser Krankheit bedeckt sich das entzündete Gewebe (vor allem die Tonsillen) mit einem diphteroiden oder pseudomembranösem Belage. In diesem entzündeten Gewebe und in diesem Belage trifft man meistens sehr viel fusiforme Bacillen und Spirochäten an. Plaut sah im Jahre 1894 zuerst die fusiformen Bacillen bei dieser ulceromembranösen Angina. Vincent vermutete im Jahre 1896, es bestünde ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den fusiformen Bacillen und der Krankheit. Brüggemann schlägt vor, die Stomatitis ulcerosa, bei der ebenfalls reichlich viel fusiforme Bacillen und Spirochäten gefunden wurden, mit P.V. A. zusammen Stomatitis ulcerosa Plaut-Vincenti zu nennen. In dieser Benennung ist ätiologisch und klinisch sehr viel zu sagen. [1])

Die Frage, ob die fusiformen Bacillen und die Spirochäten die P.V. A. verursachen und ob dabei die Spirochäten zu einer spezifisch pathogenen Art gehören, ist meiner Ansicht nach aus verschiedenen Gründen sehr schwierig zu beantworten; denn

1. In jeder normalen Mundhöhle des Menschen kann man fusiforme Bacillen und Spirochäten nachweisen (Mühlens u. Hartmann).

Vor allem der Zahnhals enthält stets größere oder kleinere Mengen dieser Microorganismen. Der Umstand, daß man fusiforme Bacillen und Spirochäten bei Angina (oder Stomatitis) findet, kann deshalb noch kein Beweis für den ätiologischen Zusammenhang sein.

2. Die normalen in der Mundhöhle vorkommenden Spirochäten sind außergewöhnlich sehr verschieden in Länge, Dicke, Anzahl und Art der Windungen und Bewegungen (Gerber unterscheidet sechs Arten und nennt die *Spirochaete recta* zusammen mit P.V. A. Jedoch fügt er sogleich hinzu, daß diese Spirochäte vielleicht eine Jugendform einer anderen Mundspirochäte ist).

Außerdem weist u. a. Zuelzer hin auf die Veränderungen in Form, Größe und Fortpflanzung bei Spirochäten desselben Typus,

---

[1]) Knorr spricht von einer fusospirillären Symbiose u. a. bei P.V.A. Er meint, daß der Name „Fusispirochätosen“ bei weitem nicht immer zutrifft, da es sich häufig um Spirillen und nicht um Spirochäten handelt. Bei der P.V.A. dürfte dies *Spirillum sputigenum* sein. In der folgenden Untersuchung werden ausschließlich die Spirochäten berücksichtigt, während die seltener vorkommenden Spirillen weniger beachtet werden.



die in verschiedenen Medien leben, also auf die Vielgestaltigkeit und Veränderlichkeit einer und derselben Spirochäte.

Daraus folgt, daß der Umstand, daß man einen morphologisch ziemlich konstanten Spirochätentypus (in diesem Falle die *Spirochaete recta*) in den Pseudomembranen und in den tieferen Teilen des pathologisch veränderten Gewebes bei P.V.A. findet, keineswegs ein Beweis dafür sein kann, daß man es hier mit einer spezifisch reinen pathogenen Spirochätenart zu tun hat (Kolle und Hetsch nehmen dies wohl an), selbst wenn man in der normalen Mundhöhle keinen solchen Typus findet. Ebensogut ist es möglich, und diese Voraussetzung ist mir sogar plausibler, daß eine oder mehr der in der normalen Mundhöhle saprophytisch lebenden Spirochäten durch die eine oder die andere Ursache in das Gewebe eindringen, dabei in diesem Medium konstanter an Form und vielleicht zugleich pathogen werden.

3. Andere Microorganismen trifft man stets in der normalen Mundhöhle des Menschen an, ohne daß ihre Wirkung noch genügend bekannt ist. Obwohl fusiforme Bacillen und Spirochäten in dem Präparat der P.V.A. vorherrschen, werden darin auch Spirillen, Kokken usw. angetroffen.

4. Die Verbreitung der Krankheit spricht für eine geringe Ansteckungsfähigkeit. Bis jetzt fehlen Beweise für geglückte künstliche Ansteckung durch Material, das direkt von Patienten mit P.V.A. oder aus Kulturen stammt. Positiv verlaufende Ansteckung mit Kulturen von Spirochäten und fusiformen Bacillen eines solchen Patienten ist ein Beweis für die pathogene Wirkung dieser Microorganismen. Immer noch gilt jedoch in dieser Hinsicht die von Hartmann und Mühlens im Jahre 1906 gezogene Schlußfolgerung: „Die von vielen angenommene pathogene Wirkung der fusiformen Bacillen und Spirochäten aus der Mundhöhle des Menschen, die gleichfalls zum Teile von den fusiformen Bacillen in Kultur berichtet wird, kann nicht vollständig anerkannt werden. Zum Beweise müssen noch reine Kulturen von vielerlei Ursprung untersucht werden".

5. Auch Impfungen von Versuchstieren, die meistens mißglückten, haben das Problem noch nicht völlig aufklären können.

Von Wichtigkeit ist die Frage, ob die Rolle der fusiformen Bacillen und Spirochäten bei der P.V.A. eine primäre ist oder, wie es meistens angenommen wird, eine sekundäre. Glaubt man, daß sie eine primäre Rolle spielen, dann muß man gleichzeitig annehmen, daß sie rein pathogen sind, und man denkt also an eine bestimmte

pathogene, nicht in der normalen Mundhöhle saprophytisch lebende Spirochäte.

Nimmt man jedoch an, daß Spirochäten aus der normalen Mundhöhle pathogen werden, so muß dort ein prädisponierendes Moment vorhanden sein, und die fusiformen Bacillen und Spirochäten spielen eine sekundäre Rolle.

Knorr weist darauf hin, daß primär eine Exsudation der Schleimhaut (verschiedene Ätiologie) bestehen muß, wodurch sekundär das Gemisch von Mikroorganismen klinisch in den Vordergrund treten kann. Streptokokken sind dabei häufig die Ursache der Exsudation und unterstützen demnach gewissermaßen die fusiformen Bacillen und Spirochäten. Prädisponierende Momente für die Pathogenität dieser Microorganismen und die Entstehung der P.V.A. und der Stomatitis ulcerosa sind: schlechte Mundpflege (Zahnfehler), lokale Verwundungen der Schleimhaut, allerlei Krankheiten (Grippe!), A- und Hypovitaminosen, Unterernährung (Rosenstein, Knorr, Brüggemann u. a.).

Die Zahl der Veröffentlichungen, in denen ein Zusammenhang zwischen den fusiformen Bacillen und Spirochäten in der Mundhöhle und Krankheitszuständen allgemeiner Art gesucht werden, ist nicht groß. Larson und Barron wollen fusiforme Bacillen im Blute eines an P.V.A. erkrankten Patienten gefunden haben. Löhlein fand Spirochäten und fusiforme Bacillen im Eiter bei Dacryocystitis nach Trauma in der Mundhöhle. Vezsprémi berichtet von einem Falle von Periostitis des Kiefers mit Phlegmone der Mi. temporales, Entzündung der Hirnhaut und metastatischen Abszessen in den Lungen. Er fand dabei fusiforme Bacillen und „Spirillen“.

Die künstliche Infektion von Versuchstieren mit Material, das fusiforme Bacillen allein (Kultur) oder zusammen mit Spirochäten enthielt, ist von vielen studiert worden. Die Tiere: Kaninchen, Meerschweinchen und Maus wurden dabei subkutan, intramuskulär, intraperitoneal eingespritzt oder auf der Cornea, der Maulschleimhaut oder nach Skarifikation der Vagina (Kaninchen und Meerschweinchen) angesteckt (Mühlens und Hartmann, Beitzke, Maresch, Carpano, Ozaki, Niclot et Marotte, Vincent, Vezsprémi). Die Ergebnisse der Impfungen sind sehr voneinander verschieden. In der Mehrzahl der Fälle mißglückte der Versuch.

Da die Cornea des Kaninchens für die Infektion mit Spirochäten (Uhlenhuth und Mulzer: *Spirochaeta pall.*; Klarenbeek: *Spirochaeta cuniculi*) sehr empfänglich ist, wurden von mir mit Material aus der Mundhöhle des Menschen (viel fusiforme Bacillen und Spirochäten) durch Einreiben der skarifizierten Conjunctiva und der

Cornea einige Kaninchen infiziert. Abgesehen von einer, nicht einmal immer auftretenden reaktiven Entzündung (Conjunctivitis mit geringem purulentem Ausfluß, Chemosis und geringer mehr oder weniger diffusen Keratitis), die nach ein paar Tagen spontan heilten, traten keine spezifischen Veränderungen bei den Tieren auf, die 2—3 Monate lang beobachtet wurden. Auch bei Meerschweinchen wurde dies negative Ergebnis erzielt.

Impfungen mit an Ansteckungsstoff reichem Material (im Dunkelfelde sehr viel lebenden Spirochäten, viel fusiforme Bacillen) in der skarifizierten Perineal- und Skrotalgegend bei den Kaninchen (Prädilektionsstelle für *Spir. cuniculi*) und bei den Meerschweinchen verliefen ebenfalls negativ ebenso wie beim Kaninchen Impfung der lädierten Haut des Rückens.

Vorkommen von fusiformen Bacillen und Spirochäten in der Maulhöhle bei Tieren.

In der Literatur kennen wir verschiedene Veröffentlichungen über fusiforme Bacillen und Spirochäten beim Tiere.

NICLOT und MAROTTE fanden fusiforme Bacillen bei einem Hunde mit Diarrhöe. LINGUARD: fusiforme Bacillen bei nomaartigen Prozessen bei Tieren, ferner in den Lungen eines Affen und eines Kalbes und bei gangränöser Pneumonie des Pferdes. MÜHLENS: fusiforme Bacillen und Spirochäten in der Maulhöhle eines Löwen. LESUEUR: bei fünf gesunden Affen im Speichel und im Abgeschabten der Zähne fusiforme Bacillen, dreimal zusammen mit Spirochäten bei einem Hunde. Bei Meerschweinchen und Kaninchen fand er nichts. CARPANO: bei fünf Hunden mit ulceromembranöser Stomatitis fusiforme Bacillen und Spirochäten. BRAND untersuchte die Maulhöhle bei verschiedenen Tieren: bei zwei Kaninchen, zwei Schafen, einem Pferde, drei Kühen, fünf Hunden mit negativem Ergebnis; bei zwei Pferden (eins mit Kiefersequester), zwei Katzen mit ulceromembranöser Entzündung der Maulschleimhaut und zwei gesunden Affen positives Ergebnis (fusiforme Bacillen + Spirochäten); bei einem Pferde eine Spirochäte.

Beim Diagnostizieren der fusiformen Bacillen bei verschiedenen Tieren muß man Rücksicht nehmen auf den BANG'schen Nekrosebacillus, der sowohl morphologisch als auch biologisch in sehr vielen Beziehungen mit den fusiformen Bacillen übereinstimmt und der, wie es sich in einzelnen Präparaten zeigt, wahrscheinlich neben den fusiformen Bacillen mitunter angetroffen wird (u. a. Präparate aus dem Maule normaler Kaninchen). Auf die Frage, ob beide Mikro-

organismen als sehr nahe verwandt zu betrachten sind, soll hier nicht eingegangen werden. Die Diagnose: „fusiforme Bacillen“ wurde allein gestellt beim Auffinden von deutlich spindelförmigen, also an beiden Seiten in eine Spitze auslaufenden Zellen. Der Nekrosebacillus hat mehr oder weniger abgerundete Enden und scheint im allgemeinen kleiner als die gewöhnlich vorkommenden spindelförmigen Zellen zu sein. Jedoch kommen daneben auch große Formen vor. Die Nekrosebacillen spielen in der Tierpathologie eine große Rolle. Sie verursachen bei Kälbern die Diphtherie und sind ferner nachgewiesen worden bei zahlreichen Krankheitsprozessen, besonders vom Rind, Pferd und Kaninchen, bei denen sie anscheinend eine teils primäre, teils sekundäre Rolle spielen.

Die große Übereinstimmung in den Eigenschaften zwischen den fusiformen Bacillen und dem Nekrosebacillus ist aus folgender kleiner Tabelle ersichtlich:

Nekrosebacillus van Bang (siehe Glage u. Bongert).	Fusiformer Bacillus (aus einem normalen und einem kranken Munde des Menschen) (Hartmann u. Mühlens u. a.).
Länge 1,8 μ bis 2,4 μ. Breite 0,6 μ. Häufig in Fäden, ungegliedert. Länge der Fäden bis 80—100 μ, Breite 0,75—1,5 μ. Gerade oder gebogen.	Länge von 2—3 μ bis 40 μ. Breite 0,5 bis 1,5 μ. Häufig in Fäden, ungegliedert, gerade oder gebogen.
Abgerundete Enden. Ein Ende häufig dünner als das andere; im Bacillus, meistens jedoch nicht homogene Struktur. Intensiv färbbar, die Teile nehmen keinen oder nur wenig Farbstoff auf.	Spitze Enden. Dunkel gefärbte (Giemsa: blau oder rot) runde Körnchen in hell gefärbtem Bacillus.
Gram negativ.	Gram negativ.
Leicht färbbar, vor allem mit Karbolfuchsin oder Methylenblau; fast unbeweglich.	Leicht färbbar; auch mit Karbolfuchsin und Methylenblau; besonders mit Giemsa; nach vielen unbeweglich; nach anderen beweglich; nach wieder anderen nur die kleinen Formen deutlich beweglich.
Kultur obligat anärob. Wächst am besten bei Blutwärme.	Kultur streng anaërob. Bei 37°, nicht bei Zimmertemperatur zu züchten.
Die besten Nährböden: geronnenes Blutserum, Gemische von Agar und Bouillon mit Serum. Kolonien auf Serumagar: kleine, buschige Kolonien; höchstens 2 bis 3 mm groß; mit Ausläufern nach allen Seiten. Kulturen stinken (Geruch nach Käse und Leim).	Die besten Nährböden sind solche, die Serum, Ascites und ähnliche Flüssigkeiten enthalten. Kolonien auf Serumagar: feine, hellgelbe Kolonien, höchstens 2 bis 3 mm groß, dunkles Centrum mit hellgelben Ausläufern nach allen Seiten, hier und da mit Verdickungen. Nährboden trübt sich häufig nach einigen Tagen, verflüssigt sich aber nicht. Alle Kulturen stinken (wie foetor ex ore oder Geruch nach Schweißfuß).

Tierversuch: Subkutanimpfung mit Nekrosebacillus: Kaninchen und Meerschweinchen leicht zu infizieren. Beim Kaninchen entsteht progrediente Nekrose. Tod in 8—14 Tagen. Meerschweinchen ist unempfänglich. Bei der Taube, dem Schwein und dem Rind entsteht lokale Nekrose.	Tierversuch: Intravenöse, intraperitoneale, subkutane, intramuskuläre Impfung einer großen Menge Agarkultur bei Kaninchen, Meerschweinchen und Maus: selten positiv (kleine Abszesse, Ohr, Kaninchen; unter der Haut des Rückens, Kaninchen und Meerschweinchen.
Häufig bei Krankheitszuständen (Leberabszeß, Euterentzündung, Schweinepest usw.) mit anderen Ansteckungsstoffen verbunden und dann sekundär.	Häufig begleitet von anderen Microorganismen, vor allem von Spirochäten, bei verschiedenen Krankheitszuständen und dann wahrscheinlich sekundäre Rolle.
Besonders vorkommend bei Gewebsstörungen mit starkem Zerfall von Zellen (Nekrose, Gangrän, diphtheroide Entzündung). Wird u. a. als Erreger der Diphtherie bei Kälbern (BANG) und der sehr kontagiösen Nekrose der Maulschleimhaut und der Backe des Kaninchens angesehen.	Besonders häufig bei Gewebsstörungen mit starkem Zerfall der Zellen (Nekrose, Gangrän, diphtheroide Entzündung).

Untersuchung der Maulhöhle auf fusiforme Bacillen und auf Spirochäten.[1])

Tierart und Material	Fusiforme Bacillen	Spirochäten
Hund.		
Ulcerationen der Maulschleimhaut	+++	+++
Cremor dentium, Stomatitis ulcerosa	++	+++
Normal	+++	+
Gingivitis, Periodontitis	+	+++
Cremor dentium, Periodontitis	+	+++
„ „	+++	+
„ „ Skorbut	+++	—
Normal	+	+++
Caries, Cremor dentium	++	+++
Ein wenig Cremor dentium	+++	+
Normal	+++	+++
„	+++	+++
„	++	++
Cremor dentium	+++	+++
Ein wenig Cremor dentium	+++	+++
Normal (8 Wochen)	+	+
„	+	+
„	++	++
Cremor dentium	+++	+
„ „	++	+++
„ „	+++	++
„ „	++	+++

[1]) + = wenig; ++ = viel; +++ = sehr viel; — = kein; * = Gegenwart von noch nicht vollkommen bekannten, meistens *Spirillum volutans* oder *Spirillum undulans* gleichenden Microorganismen.

Tierart und Material	Fusiforme Bacillen	Spirochäten
Katze.		
Stomatitis	+++	+++
〃	++	+++
Normal	++	—
Ein wenig Cremor dentium	+++	+
Normal	+	+++
Stomatitis necrotica circumscr.	+	+++
Normal	+++	+++
Peridontitis, Stomatitis	+++	+++
Knochennekrose (Kiefer)	+	++
Normal	+++	+*
Stomatitis	+	+++
Pferd.		
Caries, Zahnfistel	+++	+++
Ein wenig Cremor dentium	++	+++
〃 〃 〃 〃	+++	++
〃 〃 〃 〃	++	—
〃 〃 〃 〃	++	—
Cremor dentium	+	—
〃 〃	—	+++
〃 〃	++	++*
〃 〃	—	++*
〃 〃	+	+
〃 〃	—	—*
Kuh.		
Alle Tiere mit normalen Schneidezähnen, die Mehrzahl mit etwas Zahnstein	++	—
	++	—
	++	—
	+++	—
	++	—
	+	—
	+++	—*
	+	—
	+++	—*
	++	—*
	++	—
	++	—
	++	—*
	++	—*
Ziege.		
Alle Tiere mit normalen Schneidezähnen, ein einziges mit etwas Zahnstein. Die drei letzten Tiere waren Lämmchen etwa 3 Wochen alt	+	—
	+++	—
	+++	—
	+++	—
	+	—
	++	—
	+	—*
	+	—
	+++	—
	—	—
	—	—
	—	—

Tierart und Material	Fusiforme Bacillen	Spirochäten
Kaninchen.		
Alle Tiere haben normales Gebiß und normale Schleimhaut	+++	—
	+++	—
	+++	—
	+	—
	++	—
	+++	—
	+++	—
	+++	—
		—
	++	—
Meerschweinchen.		
Alle Tiere haben normales Gebiß und normale Schleimhaut	+	—
	++	+
	+	++
	++	—
	++	—
	++	+
	++	+
Huhn.		
Normale Maulhöhle	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—*
	—	—*
	—	—*
	—	—*
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
Diphtheroide Membranen in der Maulhöhle	—	+
	—	—
	—	—

Die Untersuchung erstreckte sich über die normale Maulhöhle verschiedener Tiere: Hund, Katze, Pferd, Kuh, Ziege, Kaninchen, Meerschweinchen und Huhn. Nur bei Hund, Katze, Pferd und Huhn wurden ebenfalls Präparate aus abnormer Maulhöhle erhalten: Stomatitisformen, Zahnfehler.

Bei dem Hund und der Katze mit normaler Maulhöhle wurde das Material vom Zahnhals gesammelt; bei abnormer Maulhöhle vom angegriffenen Gewebe, beim Pferde von der Schneidezahnfläche (häufig mit braunem Zahnstein) und dem Zahnhals, in abnormen Fällen wie bei Hund und Katze; bei der Kuh und der Ziege von

den Schneidezähnen des Unterkiefers; bei Kaninchen und Meerschweinchen von der Schneidezahnfläche, unter der Falte des Zahnfleisches; beim Huhn von der Zunge.

Die Präparate jeder Tierart wurden zum Teil im Dunkelfelde untersucht. Dabei wurde besonders auf die Bewegung der Spirochäten zur Unterscheidung von den Spirillen geachtet. Das Präparat war übrigens am besten mit Giemsa zu differenzieren. Die dunkelblauen oder roten Körnchen in den fusiformen Bacillen treten dabei im hellblauen Plasma sehr deutlich hervor. Die Spirochäten sind im Giemsa-Präparat blaßrot gefärbt und haben ihr morphologisches Aussehen gut erhalten (siehe die Tabelle auf S. 217).

Die Untersuchung hatte das nachstehende Ergebnis:

Katze, Hund. Bei beiden Tieren immer fusiforme Bacillen, meistens in großen Mengen und fast stets viel Spirochäten. Nur in einem Falle (bei Hund und Katze) konnten keine Spirochäten nachgewiesen werden. In Fällen mit pathologischen Prozessen in der Maulhöhle war kein charakteristischer Unterschied in der Menge der Microorganismen festzustellen. Mitunter waren die fusiformen Bacillen deutlich in der Überzahl, in anderen Fällen herrschten die Spirochäten vor. Diese zeigen untereinander dieselbe Mannigfaltigkeit wie beim Menschen. Sehr feine, ziemlich kurze Spirochäten, Typus *Spirochaete dentium*, bewegen sich sehr schnell durch das Gesichtsfeld. Daneben kommen dicke, grobe, lange Spirochäten vor mit unregelmäßigen Windungen und langsamen aalförmigen Bewegungen (Typus *Spirochaete buccalis*). Außerdem kommen allerlei Zwischenformen vor. Typus *Spirochaete pallida* oder *cuniculi* wurde nicht beobachtet.

Die fusiformen Bacillen unterschieden sich in der Länge sehr. Sehr kleine Exemplare von 2—3 μ wurden häufig angetroffen neben sehr langen ungegliederten Fäden von 100 μ und länger, während das Präparat ferner fusiforme Bacillen in allen möglichen Zwischenlängen enthielt. Die Dicke der Bacillen schwankte zwischen $^1/_2$ —1 μ. Bei dem größeren Teil der Tiere wurden die Fäden nicht vorgefunden. Niemals überwogen die langen Fäden im Präparate. In dem Bacillus waren in dem gefärbten Präparate die Körnchen deutlich zu sehen. Nahezu immer konnte ohne Mühe eine gleiche Zahl gezählt werden. Die Körnchen lagen meistens ziemlich regelmäßig verbreitet in dem Bacillus. Häufig konnten zwei aneinander wahrgenommen werden. Ihre Zahl betrug meistens 4. Die kleinen Bacillen hatten 2—4. In den langen Fäden war ihre Zahl unbeschränkt.

Pferd. Ziemlich regelmäßig wurden fusiforme Bacillen mitunter in großer Menge, angetroffen. Das Vorkommen von Spiro-

chäten war ebensowenig absolut beständig. Bei einem Pferde mit Zahnfistel wurden sie in Menge angetroffen. Bei einigen Pferden mit Cremor dentium fiel die Untersuchung auf Spirochäten negativ aus. Bei anderen jedoch mit demselben Zahnfehler konnte eine Menge Spirochäten nachgewiesen werden. Sie waren wieder polymorph (wie bei Hund und Katze). Die fusiformen Bacillen unterschieden sich nicht von den beim Hunde beschriebenen.

Kuh, Ziege. Bei beiden Tieren konnten in allen Präparaten fusiforme Bacillen meist in großer Menge, mitunter aber nur in kleiner Zahl festgestellt werden. Bei der Kuh konnten morphologische Unterschiede der fusiformen Bacillen von denen der vorerwähnten Tiere nicht wahrgenommen werden. Die fusiformen Bacillen der Ziege waren im allgemeinen viel feiner und schlanker als die von Hund, Katze und Pferd. In keinem der Fälle (alle normale Schleimhaut und normales Gebiß) konnten Spirochäten oder Spirillen bei erwachsenen Tieren nachgewiesen werden.

Kaninchen. Die lockere Schleimhautfalte der Nagezähne enthielt stets fusiforme Bacillen beim größten Teile der untersuchten Tiere in großer Menge. Auffallend dabei ist, daß diese Stäbchen im Präparat vorherrschen, was bei den anderen Tieren wegen des außergewöhnlichen Reichtums an allerlei Microorganismen nicht der Fall ist.

Neben den typischen spitzen fusiformen Bacillen (Typus wie beim Hunde usw.) kommen jedoch in einzelnen Fällen viele Stäbchen vor, die dieselbe Struktur zeigen (blaurote Körnchen in hellblauem Plasma), ebenso wie diese stark an Länge variieren und abgerundete Enden besitzen (Typus Nekrosebacillus von BANG). Derartige lange Stäbchen wurden auch mitunter sporadisch bei anderen Tieren gefunden. Spirochäten bzw. Spirillen wurden nicht gefunden.

Meerschweinchen. Auch bei dem Meerschweinchen wurden beständig fusiforme Bacillen angetroffen (Typus wie beim Hunde). Weniger regelmäßig wurden Spirochäten nachgewiesen, doch konnten sie in vier von den sieben Fällen, wenn auch nur wenige, in den Präparaten festgestellt werden.

Huhn. Weder fusiforme Bacillen noch Spirochäten bzw. Spirillen wurden in den Präparaten aus der normalen Mundhöhle gefunden. Nur bei einem Huhn mit Diphtherie wurden Spirochäten in ziemlich großer Menge nachgewiesen.

Außerdem wurden ab und zu bei Katze, Pferd, Kuh, Ziege und Huhn Microorganismen gefunden, mit mehr oder weniger regelmäßig wellenförmig gestrecktem Körper. Sie waren meistenteils größer und breiter als die gewöhnlichen Mundspirochäten. Außer-

dem waren ihre Enden mehr oder weniger abgerundet. Gefärbt mit Giemsa konnten in dem Körper sehr schön scharf umrissene, dunkelblau gefärbte Volutinkörnchen nachgewiesen werden. In einzelnen Fällen konnte eine auffällige Regelmäßigkeit in der Lage der Körnchen beobachtet werden, nämlich immer auf dem höchsten Punkt der Welle.

Infolgedessen stimmt sie meiner Ansicht nach mit *Spirochaete plicatilis* sehr überein. Swellengrebel, der mich bei der Differenzierung freundlichst unterstützte, meinte, u. a. wegen des Fehlens eines Achsencylinders die Microorganismen mehr unter die Spirillen einordnen zu können, und zwar am besten unter *Spirillum volutans* und *Spirillum undulans.*

Das Ergebnis dieser Untersuchung lehrt, daß bei den beiden Fleischfressern, Hund und Katze, nahezu beständig fusiforme Bacillen und Spirochäten zusammen angetroffen werden; daß bei Kuh, Ziege und Kaninchen (abgesehen von drei Lämmern) wohl fusiforme Bacillen, aber keine Spirochäten anwesend sind; daß ferner beim Pferde fusiforme Bacillen und Spirochäten nebeneinander oder jeder für sich vorkommen können und bei den Meerschweinchen stets fusiforme Bacillen und ab und zu Spirochäten; daß schließlich das Huhn weder fusiforme Bacillen noch Spirochäten in der normalen Mundhöhle beherbergt.

Daß bei den Fleischfressern, Hund und Katze, fusiforme Bacillen und Spirochäten nahezu immer gefunden werden, stimmt mit der Auffassung von Knorr überein, daß nämlich beide Microorganismen häufig dort vorkommen, wo tierisches Eiweiß zerfällt.

Wenn man der Ansicht ist, daß Mund- und Zahnkrankheiten die saprophytisch in dem Munde lebenden fusiformen Bacillen und Spirochäten pathologisch machen können, dann findet man dafür eine Stütze in dem Ergebnis dieser Untersuchung, denn es leiden ja von den untersuchten Tieren am meisten die Fleischfresser an Maul- und Zahnkrankheiten, danach das Pferd, während die anderen Tiere nur wenig daran leiden, wie sich aus dem folgenden, von Joest entlehnten, ergibt.

Pathologie der Maulhöhle des Hundes: Zahnfehler, vor allem Zahnstein, in der Hauptsache Calciumphosphat und Calciumcarbonat, kommen bei mehr als 33 Proz. der Hunde vor. Cremor dentium ist die häufigste Ursache der Peridontitis chronica marginalis purulenta (Pyorrhoa alveolaris). Dadurch zieht sich das Zahnfleisch zurück, und die Wurzeln werden freigelegt. Ebenfalls gibt er Anlaß zum Entstehen der sehr häufig vorkommenden Stoma-

titiden (besonders Gingivitis ulcerosa, traumatische Geschwüre). Ferner viel Stomatitis zusammen mit Hundestaupe und Stuttgarter Hundeseuche, wobei die Entzündung der Maulschleimhaut dem Eindringen von Microorganismen aus der Maulhöhle durch Schwächung zugeschrieben werden muß; auch bei skorbutartigen Krankheiten (toxische Einflüsse); übrigens Prädisposition für Tumoren, besonders Sarkome in der Hauptsache des Zahnfleisches (Epulis sarcomatosa) als Ausgangspunkt das Periodontium, Kieferperiost; zum Schlusse viele Cysten, besonders der Speichelgänge (Glandula sublingualis, Ranula).[1])

Das pathologische Bild bei der Katze schließt sich hier, soweit es die Affektionen der Maulhöhle betrifft, ziemlich daran an.

Bei dem Pferde sind Zahnanomalien ebenfalls nicht selten. Unter anderen kommen Periodontitis und Pulpitis viel vor. Auch Cremor dentium wird ziemlich allgemein angetroffen (83 Proz.). Er besteht hauptsächlich aus Calciumcarbonat. Die Folge von Zahnstein, wie sie bei Hund und Katze vorkommen, beobachtet man nach JOEST beim Pferde nicht.

Zusammenfassung.

1. Fusiforme Bacillen kommen bei den Säugetieren in der Maulhöhle fast immer vor; bei den untersuchten Wiederkäuern und den Kaninchen ohne Spirochäten. Ihre Anwesenheit braucht also nicht von dem der Spirochäten abhängig zu sein.

2. Sowohl in der normalen als auch in der abnormalen Maulhöhle des Hundes und der Katze (Carnivoren) wurden beide Microorganismen nahezu regelmäßig nebeneinander angetroffen. Wahrscheinlich ist deswegen ein Zusammenhang zwischen Zerfall des tierischen Eiweiß (tierische Nahrung) und der Anwesenheit der Spirochäten zu suchen.

3. Auffällig ist, daß bei den Tieren, bei denen sowohl fusiforme Bacillen als auch Spirochäten zusammen gefunden wurden (Hund, Katze und auch einigermaßen das Pferd) viel mehr Zahn- und Schleimhautleiden vorkommen als bei den anderen Tieren. Wahrscheinlich sind dabei die Leiden des Maules primär entstanden durch verschiedene Ursachen (ernsthafte Krankheiten wie Hundestaupe verbunden mit stark verminderter Resistenz, Avitaminosen, Intoxikationen usw.), und das Auftreten der beiden Microorganismen ist

[1]) Bei vielen Affektionen des Mundes entsteht ebenfalls beim Menschen foetor ex ore, der bei diesem auf den fusiformen Bacillus und die Spirochäte zurückgeführt wird. KNORR zeigt nun, daß der Gestank erst entsteht, wenn auch die Coccen zugegen sind.



bei diesen Krankheiten sekundär. Die Rolle der anderen Microben der Maulhöhle dabei ist noch nicht vollständig bekannt.

4. Es ist schwer zu reden von einer Vermehrung der Zahl der fusiformen Bacillen und Spirochäten in einem Präparate aus der Maulhöhle. Ihre Anzahl ist bei dem normalen Individuum sehr verschieden und wird wahrscheinlich stark beherrscht von der Menge des faulenden tierischen Eiweiß. Deswegen ist das Stellen der Diagnose P.V.A. allein auf Grund einer vermeintlichen Vermehrung dieser beiden Microorganismen nicht zutreffend.

5. Die Differenzierung der fusiformen Bacillen und des Nekrosebacillus von Bang ist ungenügend. Beide Microorganismen (spitz und stumpf) kommen mitunter nebeneinander vor, u. a. in der Maulhöhle des normalen Kaninchens. Beide Bacillen stimmen morphologisch, biologisch und kulturell überein.

6. Die Zusammenfassung in sub 1—4 möge als Beitrag für die Ätiologie der P.V.A. und der Stomatitis ulcerosa beim Menschen betrachtet werden.

Literaturverzeichnis.

Beitzke: Münch. med. Wochenschr. 1901 Bd. 48 p. 1036.
Brand: Over Angina ulcero-membranosa. Inaug.-Diss. Leiden 1921.
Brüggemann: Münch. med. Wochenschr. 1921 Nr. 27.
Carpano: Centralbl. f. Bakt. 1914 Bd. 74 p. 225.
Gerber: Centralbl. f. Bakt. 1914 Bd. 56 p. 1910.
Glage: Angewandte Bakteriologie f. Tierärzte 1913.
Sobst: Spezielle path. Anatomie der Haustiere 1919.
Klarenbeek: Centralbl. f. Bakt. Abt. I Orig. Bd. 87 1921 H. 3.
Knorr: Centralbl. f. Bakt. 1922 Bd. 87 Heft 7—8.
Larson u. Barron: Centralbl. f. Bakt. 1913 Bd. 61 (Ref.) p. 606.
Lesueur: Thèse de Paris.
Linguard: Lancet 1888 Vol. 2 p. 159.
Löhlein: Arch. f. Augenheilk. 1921 Bd. 89 Heft 3—4.
Maresch: Centralbl. f. Bakt. 1916 Bd. 77 p. 130.
Mühlens u. Hartmann: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. 1906 Bd. 55 p. 81.
Niclot et Marotte: Revue de Méd. 1901 Bd. 21 p. 317.
Ozaki: Centralbl. f. Bakt. 1912 Bd. 62 p. 76.
Plaut: Deutsche med. Wochenschr. 1894 Bd. 20 p. 920.
Rosenstein: Deutsche Monatshefte f. Zahnheilk. 1921 Bd. 39 Lief. 20.
Uhlenhuth u. Mulzer: Atlas der exper. Kaninchensyphilis 1914.
Vezsprémi: Centralbl. f. Bakt. 1905 Bd. 38 p. 136.
Vincent: Ann. de l'Inst. Pasteur 1896 T. 10 p. 488.
Zuelzer: Centralbl. f. Bakt. 1921 Bd. 85 p. 154.

Studien an intracellularen Symbionten.

IV. Die Bakteriensymbiose der Bettwanze.

Von
Paul Buchner, München.

(Hierzu Tafel 12—14 und 3 Textfiguren.)

Die Geschichte der Symbiose bei blutsaugenden Tieren setzt mit Schaudinn's Entdeckung ein, daß *Culex* und *Anopheles* Ösophagusausstülpungen besitzen, die regelmäßig mit Sproßpilzzellen erfüllt sind, und daß auf dem Wege der Eiinfektion dafür gesorgt wird, daß das Zusammenleben ein dauerndes bleibt (1904). 1909 konnte Stuhlmann ihr die Feststellung anreihen, daß ein weiteres ausschließlich von Blut lebendes Dipteron, *Glossina*, in besonders vergrößerten Zellpolstern des Mitteldarmes pflanzliche Mikroorganismen beherbergt, die den Gedanken an eine Symbiose nahe legen mußten. Roubaud (1919) bestätigte 10 Jahre darauf Stuhlmann's Angaben und vermochte sie durch interessante Beobachtungen an den Larven und Puppen der Glossinen zu erweitern. Zugleich stellte er fest daß auch die Pupiparen ganz ähnliche Verhältnisse aufweisen, die noch einer genaueren Prüfung bedürfen, nachdem schon 1918 Sikora in Kürze mitgeteilt hatte, daß sich im vorderen Drittel des *Melophagus*-Magens ganz ähnliche parasitenerfüllte und vergrößerte Epithelzellen finden, wie sie Stuhlmann bei *Glossina* beschrieb.

An Culiciden, Glossinen und Pupiparen schlossen sich dann die Pediculiden an, von denen wir heute wissen, daß sie ausnahmslos in komplizierter intracellularer Symbiose leben (Sikora 1919, Buchner 1919, 1920, 1921). Sie sind die ersten Blutsauger, bei



denen sich eigene im Bereiche des Mesoderms gelegene Organe als Symbiontenwohnstätten auffinden ließen. Als ich mich im Bestreben, festzustellen, inwieweit sich Blutnahrung und Symbiose in ihrer Verbreitung decken, hierauf der Bettwanze zuwandte, gelang es mir bei ihr ebenfalls eigene, bisher völlig unbekannt gebliebene, bakterienbesiedelte Organe aufzufinden. In einer kurzen Mitteilung (1921) und auf der Tagung der Deutschen zoologischen Gesellschaft zu Würzburg (1922) habe ich bereits einiges hierüber mitgeteilt, im folgenden sei nun die eingehendere Schilderung und das Bildermaterial gebracht.

Die Symbioseforschung ist inzwischen in raschem Tempo auch auf diesem speziellen Gebiet weitergeschritten. 1921 und 1922 machte Reichenow Mitteilungen über Symbiosen bei Reptilienblut saugenden Milben und Hirudineen und gab an, daß auch *Hirudo medicinalis* seiner Symbionten nicht entbehre.[1]) Ich selbst habe seitdem die Larven von *Gastrophilus equi* und *Ixodes* herangezogen und beide als Symbiontenträger befunden (1922). Vergleicht man die speziellen Einrichtungen bei all diesen Tieren, so stößt man auf eine überraschende Mannigfaltigkeit derselben, sowohl was den Sitz der Symbionten, als auch die Übertragungsweisen anlangt, und bewundert jedesmal neue Mittel und Wege, durch die der Wirtsorganismus die ihm im Gefolge der Symbiose gestellten ungewöhnlichen Aufgaben bewältigt. Diese Umstände machen es wünschenswert, daß alle diese Symbiosefälle genau studiert werden und insbesondere jeweils der ganze symbiontische Zyklus von einer Generation bis zur nächsten aufgedeckt wird. Für *Acanthia lectularia* soll dies in diesen Zeilen nach Möglichkeit getan werden.

1. Lage und Bau der Mycetome in der Imago.

Öffnet man sorgfältig das Abdomen einer erwachsenen Bettwanze durch einen medianen, dorsalen Schnitt und schlägt die durchtrenntenTergite zur Seite, so ist der Anblick in beiden Geschlechtern ein beträchtlich verschiedener. Im männlichen Tier fallen zu beiden Seiten des Darmes — man wählt zweckmäßig Hungertiere, deren Darm ziemlich leer geworden ist — die stattlichen Hoden auf, deren Vasa deferentia schlank beginnen, durch zahlreiche Spermien spindelförmig anschwellen und vor der Mündung ein Büschel faden-

[1]) Inzwischen teilte unabhängig von ihm Zirpolo (1922) mit, daß auch er bei *Hirudio* symbiontische Organe gefunden hat, die allerdings mit denen Reichenow's nicht identisch zu sein scheinen.



förmiger Drüsen aufnehmen. Die Geschlechtsdrüse selbst ist aus 7 ovalen bis keilförmigen Fächern zusammengesetzt, die im Halbkreis angeordnet und so im Tiere orientiert liegen, daß die offene Seite nach außen schaut. Wo die einzelnen Fächer konvergieren, sammelt das Vas deferens die diesen angehörigen kurzen Ausführwege in seinem entsprechend gekrümmten Anfangsteile. Diesem aber hängt bei genauem Zusehen an der konkaven Seite ein kleines blaßweißliches, etwas glasig erscheinendes Gebilde an — das von uns 1921 entdeckte Mycetom. Es besitzt eine ovale Gestalt, mißt etwa 0,5 mm in der Länge, 0,3 mm in der Breite und ist ziemlich stark abgeplattet. Die Verwachsung mit dem Hoden ist eine ganz oberflächliche und die gegenseitigen Lagebeziehungen sind ohne tiefere Bedeutung. Daß es bisher niemals beobachtet wurde, ist wohl in seiner Kleinheit begründet und in dem Umstande, daß es ganz den Habitus und die Färbung eines der zahlreichen Läppchen besitzt, in die der Fettkörper aufgeteilt ist. Seine konstante Form und Lage lassen es aber bereits bei Lupenvergrößerung sehr wohl von solchen unterscheiden. (Textfig. Cd zeigt die Lage des Mycetoms bei einer Larve des 4. Stadiums, e bei gleicher Vergrößerung das Organ eines geschlechtsreifen Tieres.) Vergleicht man ein Weibchen, so liegen die Verhältnisse insofern anders, als eine entsprechende Verwachsung mit den Ovarien nicht vorliegt. Biegt man die Ovarien auf die Seite, so findet man auch hier bei genauem Zusehen die gleichen Gebilde im 3. Abdominalsegment wieder; da aber hier ein ähnlicher Anhaltspunkt, wie die Lage zum Hoden, fehlt, muß man, selbst wenn man die Organe schon öfters präpariert hat, manchmal doch recht sorgfältig die einzelnen Fettläppchen durchmustern, bis man sie aufgefunden hat. Dabei wird vor allem auch das ungleich größere, nur auf der linken Seite gelegene Ribaga'sche Organ auffallen, auf dessen seltsame Funktionen wir noch zu sprechen kommen werden. Dasselbe liegt im 4. Segment und greift noch ein wenig auf das vorangehende und nachfolgende Segment über. Kopfwärts von ihm und etwas nach außen zu wird man dann das Mycetom erkennen.

Die mikroskopische Prüfung gestattet ohne weiteres, die neuen Organe vom Fettgewebe zu unterscheiden. Sie sind aus riesenhaften, drei bis fünfkernigen polyedrischen Zellen zusammengesetzt, von denen vier bis fünf in der Breite und etwa acht in der Länge zu liegen kommen. Umzogen sind diese von einem feinen Häutchen, zu dem da und dort kleine Kerne gehören. Auch zwischen die großen Zellen sind solche unscheinbare Elemente eingesprengt, sie

begleiten die nicht allzu zahlreichen Tracheenästchen, die zwischen den Zellen verlaufen, Kapillaren ohne Spiralbildungen darstellen und soweit ich sehe, niemals in die großen Elemente selbst eindringen. Schon bei der Präparation fällt der schwache Hauptast auf, der das Organ versorgt. Fettartige Einschlüsse fehlen vollkommen.

Die feinere Struktur der Kerne veranschaulichen die Figuren 8—10 Tafel 14. Sie sind entsprechend den Dimensionen der Zelle sehr groß, flüssigkeits- und chromatinreich. Zentrale chromatische Verdichtungen, von denen zarte Balken zur Kernmembran ziehen, bestimmen ihren Habitus. An Nucleolen kommen vereinzelte große, zentralgelegene und zahlreichere, kleinere, oft eine oder mehrere Vakuolen einschließende und mit Vorliebe an der Peripherie liegende vor.

Vor allem aber interessiert uns die Struktur, beziehungsweise der Inhalt des Protoplasmas. In diesen gewinnt man am leichtesten Einblick, wenn man ein frisches Mycetom in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung zerzupft.

Nicht genug kann bei den Symbiosestudien auf die Bedeutung der Lebenduntersuchung hingewiesen werden; Verhältnisse, die an fixiertem und gefärbtem Material kaum richtig zu erkennen sind, werden im einfachen Zupfpräparat ohne weiteres klar; insbesondere aber, wo es sich um dichte Ansammlungen kleiner Bakterien im Wirtsgewebe handelt, versagt die Schnittmethode manchmal gänzlich, ein Hauptgrund, warum vieles, was die Symbioseforschung in jüngster Zeit an das Licht gebracht hat, so lange verborgen oder mißverstanden blieb. Wendet man ein solches Verfahren also auf die Mycetome an, so erscheint das Gesichtsfeld überschwemmt von stäbchenförmigen Bakterien, unter denen zwei Typen sich leicht unterscheiden lassen. Ziemlich spärliche, schlanke, aber stattliche, an den Enden quer abgestutzte Stäbe (3—7 μ, manchmal auch wesentlich länger), die zweifellos eine Eigenbewegung besitzen. Sie durchfurchen schlängelnd den übrigen Zellinhalt in ziemlich energischer Weise; sitzt eines mit dem einen Ende fest, so kann man ein peitschenförmiges Schlagen mit dem freien beobachten. In Ausstrichen färben sie sich mit Karbolfuchsin oder Eisenhämatoxylin besonders intensiv. Die große Masse aber besteht aus kleineren Stäbchen (2—3 μ), die wohl durch Uebergänge mit ihnen zu verbinden sind, aber einen weniger straffen Bau besitzen, vielfach gekrümmt sind und im Karbolfuchsin-Ausstrich etwas blasser erscheinen. Sie sind sehr häufig u-förmig gebogen, vermutlich im Zusammenhang mit der Querteilung (Textfig. A). Dazwischen endlich liegen oder tanzen in Molekularbewegung kleinste

rundliche und ovale Bläschen, von denen ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob sie in den Formenkreis der Bakterien hineingehören, vielleicht entartete Zustände darstellen, die in Anpassung an den Aufenthalt in der tierischen Zelle auftreten, oder ob es sich bei ihnen um ein Produkt der Mycetocyte selbst handelt. Rätselhaft bleiben ferner eigentümliche, stark lichtbrechende Gebilde von wechselnder Größe, die vor allem um die Kerne herum, oft in sehr



Textfig. A. Die das Mycetom der Bettwanze besiedelnden Bakterien. a Ausstrich mit beiden Typen, b der größere Typus.

großer Zahl, auftreten. Sie sind nicht in allen Zellen gleichmäßig vorhanden, tauchen überhaupt erst in den Organen der Imagines auf, und dann oft in Mycetocyten, die einen etwas degenerativen Eindruck machen, insbesondere in zentral gelegenen Elementen, welche schon mit schwacher Vergrößerung durch den lockereren Bau ihres Plasmas auffallen. Bald stellen sie einfache kleine Bläschen mit stark lichtbrechender Wandung dar, bald sind sie herangewachsen und schließen ähnliche Bildungen oder nucleolenähnliche Körnchen in sich ein. Am wahrscheinlichsten dünkt es mich, in ihnen ein Produkt der alternden Mycetocyte selbst zu sehen (Taf. 14 Fig 10).

Beobachtungen, die wir in der Folge bei Behandlung der Eiinfektion und der Embryonalentwicklung werden mitzuteilen haben, machen es hingegen so gut wie sicher, daß die beiden Bakterientypen Zustände ein und derselben Form darstellen.

Nicht selten trifft man zwischen den stets vorhandenen echten Symbionten noch ein parasitisches Bakterium an, eine derbe, sich intensiv färbende, schlanke ovale Form von 3 μ Länge, die durch eine helle Vakuole an den beiden Polen ausgezeichnet ist. Mit ersteren ist sie gar nicht zu verwechseln, zudem bekundet sie ihren parasitären Charakter dadurch, daß sie in allen erdenklichen Geweben, oft in enormer Zahl auftritt, ohne allerdings eine Schädigung des Tieres erkennen zu lassen. Sie ist mir außer in

den Mycetocyten im Darmepithel, im Fettgewebe, in den Spermatocyten, in Nährzellen, Eizellen, Eileiter, Receptaculum seminis und dem RIBAGA'schen Organ begegnet.

Die neuen Organe der Bettwanze stellen also unzweifelhafte Mycetome, d. h. zum Zweck der Bakterienbesiedlung bereitgestellte Wohnstätten dar, wie wir sie ähnlich jetzt schon von so vielen Insekten kennen. In ihrem einfachen Bau erinnern sie am meisten an das unpaar unter dem Darm gelegene Mycetom der *Pseudococcus*-Arten, das, regelmäßig oval, ebenfalls lediglich einen von unscheinbaren sterilen Elementen umhüllten und durchsetzten Haufen großer Mycetocyten darstellt (PIERANTONI, BUCHNER). Die im Verhältnis zu der Gesamtgröße so riesigen, vielkernigen Zellen, die Paarigkeit, die dem Wirtstiere gegenüber recht geringe Größe aber stellen in ihrem Zusammentreffen Symptome dar, die die Organe als einen neuartigen Typus erscheinen lassen.

Daß es bisher völlig unbekannt blieb, daß die Bettwanze derartige Mengen Bakterien in sich birgt, die, wie wir sehen werden, auch wenn man Ausstriche junger Ovarien herstellt, ganz außerordentlich imponieren, muß doppelt wundernehmen, wenn man bedenkt, daß sie schon oft auch von medizinisch interessierter Seite auf solche Vorkommnisse geprüft worden ist. Ich verweise insbesondere auf ANDRÉ (1912), bei dem man die bakteriologische und medizinische Literatur zusammengestellt findet und der selbst, nachdem er Darmlumen und Gewebe geprüft hat, schreibt: „la punaise nous présente ainsi un nouvel exemple de digestion sans microbes ...; ces constatations nous montrent que la punaise n'est pas ordinairement à l'état naturel parasitée par des microorganismes, saprophytes ou pathogènes".

Daß es sich bei den Symbionten der Bettwanze um Formen handeln könnte, die gelegentlich beim Saugakte in das Blut des Menschen gelangen, muß allerdings als höchst unwahrscheinlich gelten, denn Darmlumen und Speicheldrüse bleiben, soweit ich sehe, im Gegensatz zu anderen Organen stets frei von ihnen.

2. Weiteres Vorkommen der Symbionten im Körper der Bettwanze.

Die symbiontischen Bakterien sind nicht vollkommen auf Mycetome und Ovarien beschränkt. Gelegentlich findet man auch Fettzellen, die mit ihnen ziemlich reichlich infiziert sind. Es handelt sich dann um die größeren Stäbchen, die nach allen Seiten die Zelle

durchsetzen können. Fig. 16 auf Taf. 12 gibt solche Fettzellen wieder, die in nächster Nähe des Ovars gelegen waren. Ich habe zwar das Fettgewebe nicht systematisch nach ihnen abgesucht, aber darf wohl behaupten, daß es sich dabei nicht etwa um ein konstantes Vorkommen handelt. Man kann vermuten, daß entweder Symbionten die sich, wie wir später sehen werden, im Laufe der Entwicklung im Dotter verlieren, ohne in die Mycetome einbezogen zu werden, oder solche, die das Mycetom verlassen haben, um die Ovarien zum Zwecke der Übertragung aufzusuchen, sich hier gelegentlich niederlassen und vermehren können. Weiterhin habe ich wiederholt im Receptaculum seminis Zellen gefunden, die mit stark färbbaren Stäbchen reich beladen waren (Taf. 12 Fig. 14, 15). In die beiden im Gegensatz zu anderen Heteropteren höchst einfach gebauten Receptacula dringt eine sehr große Anzahl leucocytenartiger Elemente ein, die die Aufgabe haben, die zahllosen überflüssigen Spermien zu resorbieren. Nach der Begattung kann man beobachten, wie sie die langen Spermien allmählich in sich aufnehmen und wie diese der Auflösung verfallen. Die infizierten Zellen, die sich zwischen ihnen herumtreiben, sind sichtlich von Haus aus gleicher Natur, beteiligen sich aber nun nicht mehr am Fressen der Spermien. Morphologische Anzeichen, daß sie die Bakterien in ihrem Innern ebenfalls auflösen, habe ich nie gefunden; sie dürften auch kaum in jedem Receptaculum zu finden sein. Mehrfach habe ich noch die eine oder andere Zelle des Epithels des Oviductes zum Teil noch sehr junger Larvenstadien äußerst reich infiziert gesehen, eventuell wurde ein ganzes Nest solcher Zellen gebildet. Fig. 13 Taf. 12 gibt eine Stelle wieder, die vielleicht als Durchtritt der Bakterien in das Lumen des Eileiters gedeutet werden darf, denn man findet hinter dem Epithel, in ihm und in letzterem die Stäbchen. Dann wäre damit ein Weg gezeigt, auf dem dieselben auch zu den Leucocyten des Receptaculums gelangen könnten.

Endlich begegnen sie uns noch an vierter Stelle, nämlich in den Zellen des Ribaga'schen Organes, jenes lediglich der Bettwanze eigenen unpaaren, in der linken Hälfte des Abdomens gelegenen Sackes, in dem ebenfalls Spermatozoen, aber in ganz enormem Maßstab, resorbiert werden. Da dasselbe an recht schwer zugänglicher Stelle zum ersten Male beschrieben worden ist, blieb es trotz des Interesses, das es erwecken muß, ganz unbekannt. Hase hat neuerdings sein Studium wieder aufgenommen und das Verständnis durch die Schilderung des Begattungsaktes, der seltsamerweise bis dahin nie beobachtet worden war, sehr gefördert. Er konnte zeigen,

daß die Vagina des Weibchens hierbei gar nicht mehr benutzt, sondern der Penis in die schon vordem bekannte Tasche eingeführt wird, die die Hypodermis unter dem RIBAGA'schen Organ bildet. Die Spermaballen, die man gelegentlich in der Leibeshöhle zwischen RIBAGA'schen Organ und Receptaculum antrifft, würden damit als Massen zu deuten sein, die auf diesem ungewöhnlichen Weg in das letztere gelangen. Der Sack, den das RIBAGA'sche Organ darstellt, ist nun abermals dicht mit Leucocyten gefüllt, und in diesen fand ich da und dort Stäbchen wieder, die ich für die gleichen halten muß, wie die im Fett, den Receptaculis usw. lebenden. Sie erfüllen aber niemals einzelne Elemente so ausschließlich wie in letzterem und die Resorptionsvorgänge werden dadurch nicht gestört. Anfangs hatte ich dieses Organ im Verdacht, das eigentliche Mycetom darzustellen und als ich das betreffende Kapitel in „Tier und Pflanze" niederschrieb, wußte ich lediglich von diesem Vorkommen, von dem ich mich durch Lebendbeobachtung überzeugt habe. Auf Schnitten habe ich hier die Bakterien nicht deutlich bekommen.

Wenn es richtig ist, daß in all diesen Fällen das gleiche, symbiontische Bakterium vorliegt, was natürlich an Schnittpräparaten nie zu beweisen ist, so liegt hier unzweifelhaft eine gewisse Anarchie der gegenseitigen Beziehungen vor, wie wir sie sonst bei Symbiosen nicht anzutreffen gewohnt sind. Hierzu werden jedoch Erscheinungen, die wir im folgenden Abschnitt bei der Infektion der Ovarien kennen lernen werden, sehr wohl passen, da sie uns ebenfalls zeigen, daß die Vermehrungstendenzen der Symbionten zu bestimmten Zeiten einen ungewöhnlichen Umfang annehmen, ohne daß ihnen von seiten des Wirtes Hemmungen entgegenträten.

3. Die Übertragung der Symbionten in die Eizellen.

Die Symbionten der Bettwanzen werden durch die Eizellen auf sämtliche Nachkommen vererbt. Obwohl uns nun schon eine große Zahl verschiedener Eiinfektionstypen bekannt geworden sind — ich habe sie in meinem Symbiosebuch übersichtlich geordnet —, führt uns das vorliegende Objekt abermals eine neue, sonst nirgends bisher verwirklichte Möglichkeit derselben vor. Die Bakterien bedienen sich nämlich der Nährzellen und der diese mit der Ovocyte verbindenden Faserbahnen, um in das Ei zu gelangen.

Schon in sehr jungen Ovarien, sicherlich solchen des vierten Larvenstadiums, kann man eine Infektion der Nährzellen feststellen.

Zum besseren Verständnis muß mit einigen Worten auf den Aufbau des *Acanthia*-Ovars eingegangen werden. Es setzt sich aus Eiröhren zusammen, in denen sich frühzeitig Ovocyten und Nährzellen aus einem ursprünglich einheitlichen Zellmaterial sondern. In einer Larve des dritten Stadiums kann man schon drei Zonen in jeder Röhre unterscheiden: zunächst dem Aufhängefaden eine noch sehr ausgedehnte mit kleinen Nährzellen, hierauf in der Mitte eine solche mit bereits beträchtlich gewachsenen Nährzellen, mit größeren Kernen und reichlichem Plasma, das nach dem Zentrum zu in einen gemeinsamen, faserig differenzierten Teil übergeht, durch den alle diese Zellen zusammengehalten werden, und endlich ein dritter Abschnitt, den bereits in das Bukettstadium eingetretene Ovocyten einnehmen. Eine Verbindung der von den Nährzellen produzierten Faserbahnen mit ihnen ist zu dieser Zeit noch nicht eingetreten. Eine solche beginnt während des vierten Stadiums an einigen Stellen. Nach und nach wird so jede Ovocyte von einem bestimmten Wachstumsstadium an an einen Nährstrang angeschlossen, um sich erst, wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, wieder von ihm zu lösen, so daß mehrere nun hintereinander angeordnete Ovocyten mit dem zentralen Nährzellplasma in Verbindung stehen können.

Das früheste Erscheinen der Stäbchen im Ovar habe ich, wie gesagt, nicht genau feststellen können. Im dritten Stadium dürfte das spätestens der Fall sein, denn im vierten Stadium ist die Infektion schon eine sehr erhebliche. Überall in den zweikernigen Nährzellen sind sie anzutreffen, auch in den noch wenig gewachsenen am distalen Ende des Nährkolbens (Taf. 12 Fig. 10). In den größeren Nährzellen liegen die Stäbchen nicht nur isoliert und deshalb sehr deutlich zu erkennen, sondern sie vereinigen sich zu dichten rundlichen Ballen, denen ihre Zusammensetzung auf Schnitten nur schwer anzusehen ist, zumal die einzelnen Komponenten die intensive Färbbarkeit, die den freien Stäbchen zukommt, verlieren (Fig. 11). Untersucht man diese Ballen jedoch lebend im Zupfpräparat, so fällt es sehr leicht, festzustellen, daß sie tatsächlich einen Filz von Bakterien darstellen. Die einzelnen Stäbchen sind kleiner geworden, als die isoliert liegenden. Wir werden solche Größenreduktion und Abnahme der Färbbarkeit Hand in Hand mit intensiver Vermehrung auch im Laufe der Embryonalentwicklung wieder antreffen. Gelegentlich liegt in ihnen übrigens auch noch das eine oder andere gerade, stark gefärbte Stäbchen. Mit der Natur dieser höchst auffälligen Bildungen harmoniert, daß solche sonst in Nährzellen nirgends gefunden worden sind. Auch die freien Bakterien neigen offensichtlich zur Nester-

bildung, nicht selten liegen in einer Vakuole beschlossen ganze Bündel derselben vereint.

Finden sich diese Ballen stets im eigentlichen birnförmigen Nährzelleib, neben oder vor allem hinter dem Kerne zentralwärts — oft viel ansehnlicher als in der Fig. 11 und die Zelle deformierend — so liegen die lockeren größeren Stäbchen mehr in dem Stielteil der Zelle, im faserigen Zentrum und im Verlauf der ins junge Ei ziehenden Stränge. Hier stellen sie sich, stets einzeln auftretend, parallel den Plasmafasern und man hat ganz den Eindruck, daß sie sich hier von dem Strome ernährender Sekrete tragen lassen, der erwiesenermaßen von den Nährzellen in die Ovocyte zieht.

Untersucht man nun aber die sehr jungen Ovocyten, bevor sie mit dem Strang in Verbindung stehen, so ist man nicht wenig überrascht, auch sie bereits infiziert zu finden. Taf. 12 Fig. 1—5 gibt solche Zellen zunehmenden Alters wieder, solange sie noch selbständig heranwachsen. Man sieht, bereits Bukettstadien sind infiziert (Fig. 1, 2), ja die Infiltration ist sogar eine ungewöhnlich reichliche, das Plasma nach allen Seiten durchsetzende; dabei handelt es sich stets um isolierte Stäbchen des kräftigeren Typus. Heranwachsende Stadien, in deren Kernen die Bukettorientierung der Chromosomen geschwunden ist, zeigen kaum eine Zunahme, infolgedessen eine lockerere Durchdringung der Zelle. Das Fehlen deutlich gefärbter Bakterien in manchen derartig frühen Stadien läßt auch an die Möglichkeit denken, daß diese Form der Infektion vielleicht manchmal ausbleibt, aber die Regel stellt es jedenfalls dar, daß Nährzellen und junge Ovocyten infiziert werden und daß so, sobald der Anschluß letzterer an erstere vor sich gegangen ist, die Symbionten des jungen Eies zwiefacher Herkunft sind. Hie und da trifft man auch in sehr jungen Ovocyten, bevor ein Nährstrang in sie führt, ganz die gleichen gewaltigen Bakterienkonglomerate, wie sie in den Nährzellen entstehen (Taf. 12 Fig. 12).

Wenn wir bedenken, daß beide Zellsorten so nahe genetische Beziehungen zueinander besitzen und sich räumlich berühren, wird es uns nicht wundernehmen, daß die Symbionten bei der Infektion zwischen beiden keinen Unterschied machen, ja wir müssen, da uns ja leider die frühesten infizierten Ovarien fehlen, überhaupt mit der Möglichkeit rechnen, daß bereits indifferente Keimzellen aufgesucht werden und auf solche Weise Ei- und Nährzellen schon infiziert entstehen. Als Quelle der Infektion kommen neben den Mycetomen selbst natürlich auch die gelegentlich im Fett liegenden Bakterien in Frage, aber Sicheres kann hierüber nicht geäußert werden. Der

Follikel, der die jungen Ei- und Nährzellen umschließt, ist stets steril, ein einziges Mal fand ich in den Elementen, die die Lücken zwischen Follikel und Nährzellen füllen, einen Bakterienballen vor, der etwa Kerngröße besaß.

Es bleibt uns noch das Schicksal der Bakterien von dem Moment der Vereinigung der Ovocyte mit den Nährzellen bis zum vollendeten Ei zu schildern. Zunächst liegen die Bakterien noch wahllos im Plasma verstreut, erst, wenn die Ovocyte etwa die Größe der Nährzellanlage erreicht hat, macht sich eine gesteigerte Ansammlung derselben am hinteren, den Nährzellen abgewandten Pole geltend (Taf. 12 Fig. 7); neben den gewohnten Stäbchen treten, wie die herangezogene Abbildung lehrt, manchmal ziemlich lange, sanft gekrümmte Fädchen auf, Formdifferenzen, wie sie auch sonst bei symbiontischen Bakterien zur Beobachtung kamen und die uns in Anbetracht der verschiedenen physiologischen Bedingungen, in die sie bei derartigem Ortswechsel geraten, auch nicht wundernehmen werden. Immerhin liegen zu dieser Zeit auch an den übrigen Teilen des Eies überall, insbesondere aber in den mittleren Regionen, Symbionten verstreut, es wird sich hierbei vermutlich um solche handeln, die als Nachzügler durch den noch funktionierenden Nährstrang übertreten.

In der Folge hört aber dieser Zustrom auf und alle Bakterien sammeln sich am hinteren Pole. Das Ei füllt sich mit mächtigen Dotterschollen und verdrängt das dichte, dotterfreie Plasma. Fig. 8 entspricht einem solchen Stadium und gibt das hinterste, noch dotterarme Ende wieder. Die Symbionten sind noch dichter zusammengedrängt worden, wovon ein einziger, dünner Schnitt natürlich nur eine unzureichende Vorstellung vermitteln kann. In völlig ausgewachsenen Eiern sind sie noch mehr auf den äußersten Rand beschränkt, die noch mehr herangewachsenen Dotterschollen haben sich bis hart unter die Eioberfläche ausgedehnt und lassen ihnen nur das spärlich entwickelte Keimhautblastem als Aufenthalt (Fig. 9)[1].

Obwohl fast alle Insekten, von denen wir Symbionten kennen gelernt haben, über Nährzelleinrichtungen verfügen, bleiben diese doch sonst durchweg steril. Auch wird in keinem Falle sonst so frühzeitig infiziert, wie hier bei der Bettwanze. Am nächsten kommt ihr hierin noch *Camponotus*, von dem ich zeigte, daß bald nachdem das Eiwachstum einsetzte, aber immerhin erst nach Auflösung des

[1]) Manchmal trifft man auch in alten Eiern am hinteren Pole große Bakterienballen, die entweder schon in der jungen Ovocyte entstanden, oder aus den Nährzellen übertraten. Da ich aber in keinem Embryo sie wiederfand, muß ich annehmen, daß solche Eier entweder degenerieren oder daß die Ballen sich auflösen.

Bukettstadiums und nachdem Ei- und Nährzellen in innige Verbindung getreten sind, die fadenförmigen Bakterien in der Ovocyte erscheinen. Hier geht aber eine intensive Durchdringung des Follikels voraus und die Symbionten geraten trotz ihrer engsten Nachbarschaft nie in die Nährzellen. Auch insofern berühren sich beide Objekte, als bei *Camponotus* ebenfalls auf eine anfängliche allseitige, aber viel reichlichere Durchdringung des Dotters eine schrittweise Verdrängung an den hinteren Pol erfolgt. Für diese sind wohl hier wie dort durch die Sekretion der Nährzellen bedingte Strömungserscheinungen vornehmlich verantwortlich zu machen, deren Vorhandensein sich auch aus anderen, cytologischen Erfahrungen, insbesondere bei der Ablagerung keimbahnbegleitender Substanzen ergeben (Buchner 1918).

Eine gewisse Ähnlichkeit ergibt sich ferner mit den Übertragungseinrichtungen bei manchen Schildläusen, den Lecaniinen und Coccinen. Auch hier stellt der obere Pol das Einfallstor in die Eizelle dar. In beiden Gruppen dringen die Symbionten — bei ersteren spärliche hefeähnliche Formen, bei letzteren in Pakete vereinte Bakterien — in den Teil des Follikels ein, der zwischen Nährzellen und Ei gelegen den Nährstrang umgibt, und geraten schließlich in den Raum zwischen Follikel und Nährstrang. Atrophiert der letztere, so gleiten sie längs desselben in die Lücke zwischen Eifollikel und Chorion und werden erst sehr spät vom Ei selbst aufgenommen, in dessen oberer Region sie hier liegen bleiben. Nährzellen aber werden auch hier niemals angegriffen. Daß Symbionten in einer spezifischen Form infizieren, die sich von der vornehmlich in den Mycetomen vorhandenen unterscheidet, haben Pierantoni und ich von Homopteren mehrfach nachgewiesen [1]). Die Embryonalentwicklung wird lehren, wie aus den großen, stark färbbaren Stäbchen später die kleinen blassen Zustände werden, die vielleicht, weil sie zu stark von dem tierischen Milieu beeinflußt sind, als Ausgangsmaterial für die neue Generation nicht geeignet sind.

Wenn also auch da oder dort verwandte Züge wiederkehren, bleibt doch zunächst für *Acanthia* die Eigentümlichkeit reserviert, daß Nährzellen und jüngste Ovocyten infiziert werden, der Nährstrang als Transportmittel verwendet wird und die Übertragung so gewissermaßen doppelt gesichert ist.

---

[1]) Neuerdings wieder mit dieser interessanten Erscheinung beschäftigt, finde ich, daß bei Homopteren diese Infektionsformen nur im weiblichen Geschlechte gebildet werden, was von einer neuen Seite Licht auf die Innigkeit der Wechselwirkungen wirft!



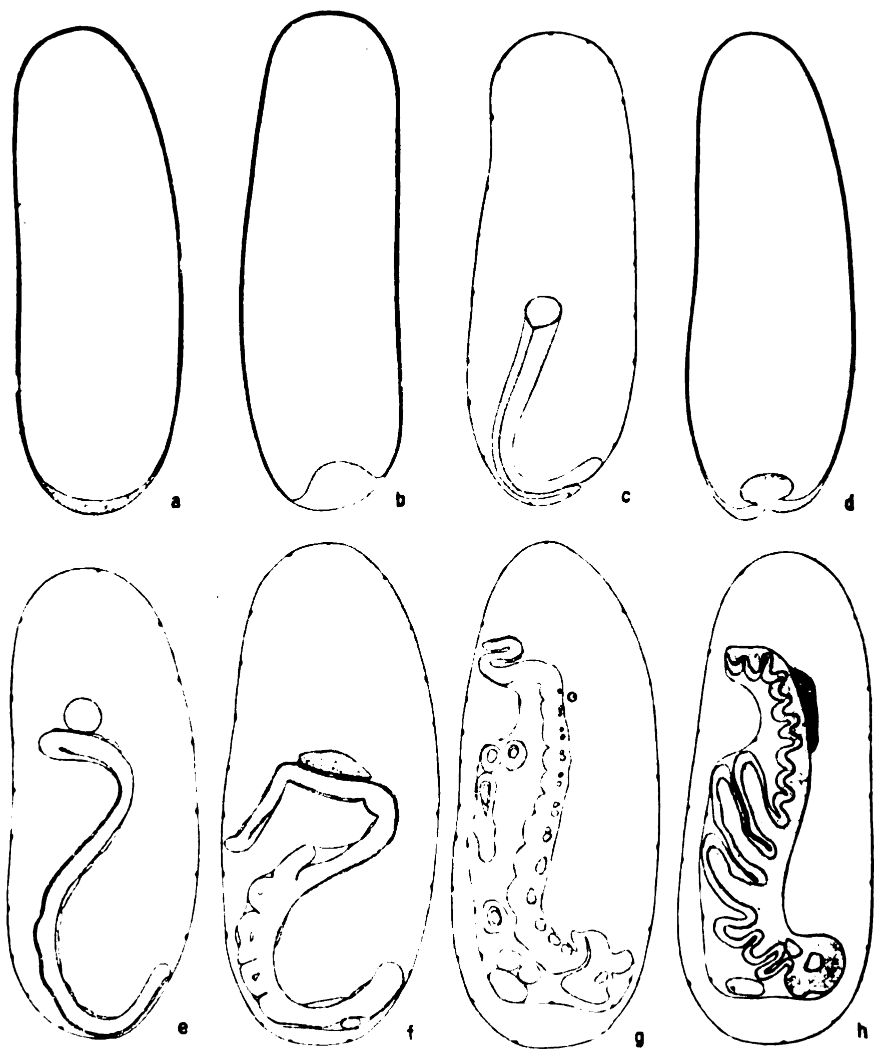
4. Die Entwicklung der Mycetome.

Am Ende des Eiwachstums hatten sich die Bakterien offenbar im Zusammenhang mit der reichlichen Entfaltung des Dotters in ziemlich spärlicher und dünner Lage dicht unter der Eioberfläche am hinteren Pole ausgebreitet. An dieser Stelle spielen sich infolgedessen auch in der Folge entscheidende entwicklungsgeschichtliche Prozesse ab. Die Bettwanze ist ovovivipar, noch im Verband der Ovarialröhren entwickeln sich die Eier bis zum Stadium des S-förmig gekrümmten Keimstreifens, auf dem sie dann in den Eileiter übertreten und abgelegt werden. Von den früheren Stadien lassen sich noch ohne besondere Maßnahmen Schnitte herstellen, die späteren müssen zu diesem Zweck geschält werden.

Steigen die Furchungskerne zur Eioberfläche auf, so nimmt das sie begleitende Plasma notwendig am hinteren Pole die Symbionten in sich auf, während die übrigen Teile des jungen Blastoderms frei bleiben (Taf. 13 Fig. 1). Durch rege Teilungen an der Eioberfläche schließen sich die Zellen rasch zu einem epithelialen Gefüge, nur an dem uns interessierenden Pol geht dies etwas langsamer vor sich. Hier behalten die zu den Furchungskernen gehörigen Plasmainseln etwas länger ihre amöboide Gestalt und sind durch Vakuolen und Dottereinschlüsse voneinander getrennt. Die Bakterien meiden dann zunächst noch das dichte Plasma, liegen ihm nur an und durchsetzen die vakuolisierten Abschnitte (Taf. 13 Fig. 2), eine Anordnung, die sich noch deutlich erkennen läßt, wenn auch hier das Blastoderm den Charakter eines geschlossenen Epithels erhalten hat (Fig. 3). Auch dann durchsetzen die Symbionten nämlich nicht gleichmäßig die einzelnen Zellen, sondern das dichte Plasma um die Kerne bleibt frei und sie sammeln sich in den Randschichten, so daß immer Kern, freies dichtes Plasma, infiziertes lockeres Plasma, freies dichtes Plasma, Kern usf. abwechseln. Diese Verhältnisse werden verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß die Kerne mit dem dichten Plasmamantel in das infizierte Randplasma hineinsinken, dieses bei der Entstehung der Zellgrenzen ihnen im Umkreis zugeteilt wird und die beiden heterogenen Plasmen vorläufig unvermengt bleiben.

Um diese Zeit spielt sich noch ein weiterer Prozeß ab. Man findet nämlich alsbald in jedem Embryo an zwei Stellen dem infizierten Blastoderm anliegende dichte Plasmahaufen, die — insbesondere mehr oberflächlich — von einer großen Anzahl Bakterien durchsetzt und zunächst noch frei von Kernen sind. Etwas später haben sich diese Ansammlungen aber mehr abgeflacht, sind noch

größer geworden und enthalten jetzt je 2—4 Kerne. Mein Material von diesen Stadien reicht nicht aus, um festzustellen, woher diese Kerne stammen, aber allem Anschein nach handelt es sich nicht um



Textfig. B. Die Entwicklung des Mycetoms der Bettwanze. (g und h der gleiche Embryo median und oberflächlich getroffen.)

Nachzügler unter den Dotterkernen, sondern sie werden vom Blastoderm abgegeben. Auch jetzt sind die Blastodermzellen noch nicht allseitig von den Symbionten durchsetzt, aber der Vergleich der

Fig. 1 mit Fig. 4 lehrt doch, daß mit der Vermehrung der Zellen auch eine solche der Bakterien Hand in Hand gegangen ist, die sich während der Mitosen wahllos um die Spindel verteilen.

Die nächste wichtige Veränderung an dem Embryo besteht darin, daß die infizierte Zone mehrschichtig wird. Textfig. Ba gibt den Beginn des Prozesses schematisch wieder und zeigt, wie die anfänglich schwache, an der Peripherie verstreichende Verdickung den ganzen hinteren Eipol einnimmt. Schließlich entsteht aber eine stattliche, sich linsenförmig in das Eiinnere vorwölbende Zellwucherung an dieser Stelle, die an ihrer dicksten Stelle etwa 7 Zellagen im Durchmesser aufweist. Der ganze Hügel ist von infizierten Zellen gebildet, die von ansehnlichen Vakuolen durchsetzt sind. Die Bakterien liegen jetzt diffus im Plasma derselben. Das rundum anschließende einschichtige Blastoderm aber bleibt frei von ihnen. Wir nehmen an, daß die ganze Wucherung auf die schon anfänglich infizierten Zellen zurückzuführen ist und nicht etwa durch Zuzug peripherer Blastodermelemente verstärkt worden ist.

Die in den Dotter eingesenkten Kerne und die darum gescharten Bakterien erhalten sich nach wie vor (Fig. 4 läßt an zwei Stellen etwas davon sehen), nur werden sie durch die Blastodermwucherung mit in die Tiefe gedrängt und vielfach dabei offenbar in mehrere Teile zersprengt.

Auf dieses Stadium, das, wie wir vorausgreifend mitteilen können bereits definitiv die Mycetomanlage von dem übrigen embryonalen Material sondert, folgt die Invagination des Keimstreifs; die Einstülpungsstelle aber fällt genau in die Mitte des Blastodermhügels. Hierbei verengt sich der einschichtige Saum rund um die Mycetomanlage, die an diese grenzenden Zellen werden höher und fassen wie ein Sockel die oval gewordene infizierte Zellgruppe derart, daß sie nur noch in sehr beschränktem Umfang am Scheitel der Einstülpung an die freie Oberfläche ragt (Taf. 13 Fig. 5, 6). Hier werden ihre Zellen, die im übrigen polyedrisch bleiben, schlank keulenförmig und stellen ihre Spindeln senkrecht zur Oberfläche, während sie an anderen Stellen der Oberfläche der Mycetomanlage gerne parallel zu dieser, im inneren wahllos angeordnet sind. Schon mit wenig zunehmender Einstülpung geht das nach innen wachsende Bastoderm allmähliger in die Mycetomanlage über und schiebt diese, die auch weiterhin die Invaginationshöhle an ihrem Ende begrenzt, wie einen Pfropf in das Innere des Eidotters vor.

Die Invagination ist anfangs, wie den schematischen Bildern der Embryonalentwicklung entnommen werden kann, eine geradlinige

(Textfig. B). Das Lumen wird stark reduziert, die infizierten Zellen heben sich immer schärfer ab, sie haben jetzt eine regelmäßige Kugel gebildet, die Vakuolisierung des Plasmas und die Bakterien betonen im histologischen Bild diese Sonderung noch. Um diese Zeit bemerkt man nicht selten, daß auch angrenzende Zellen des Keimstreifens, bzw. Amnions, das ein oder andere Bakterium führen, auch frei im Lumen liegende scheinen mir vorzukommen, wobei es sich vielleicht um solche handelt, die aus diesen Zellen ausgestoßen wurden. Jedenfalls liegt eine Erscheinung vor, die in der Folge keine weitere Bedeutung besitzt. Die in den Dotter geratenen Kerne und Bakterienhaufen begleiten auch jetzt noch das embryonale Mycetom (Taf. 14 Fig. 1).

Bis sich der Keimstreif etwa bis an die Grenze des vorderen Drittels der Eilänge vorgeschoben hat, tritt keine wesentliche Veränderung an der Mycetomanlage auf. Die Invaginationsstelle rückt vom Mittelpunkt mehr nach der Seite, das vorher dicht geschlossene Blastoderm wird zur lockeren Serosa, Amnion und Keimstreif unterscheiden sich immer mehr durch ihre verschiedene Mächtigkeit. Textfig. Bd orientiert über diesen Zustand des Embryos. In der angegebenen Tiefe angelangt, biegt der Keimstreif, schon vorher sanft S-förmig gekrümmt, nach der der Einstülpungsstelle entgegengesetzten Seite scharf um und nun scheidet die Mycetomanlage endgültig aus ihm aus. Die vordem von ihm eingenommene Öffnung wird verlötet, rege Zellteilung an dieser Stelle befördert das weitere Auswachsen dieser abdominalen Region des Keimstreifens. Die ausgestoßenen Mycetocyten liegen dann — eine ganz regelmäßige Kugel bildend — vorübergehend am hintersten Ende des umgebogenen Keimstreifens, werden aber nun bei dessen weiterem Wachstum nicht mehr mitgetragen, sondern verharren an Ort und Stelle, so daß der Abstand zwischen ihnen und dem Keimstreifende immer größer wird. Einen Frontalschnitt durch ein der Textfig. Be entsprechendes Stadium gibt Fig. 2 Taf. 14 wieder. Auf ihr folgen von unten nach oben das noch recht plasmareiche, aber schon abgeplattete Amnion, die völlig zusammengedrückte Amnionhöhle, der etwa doppelt so breite Keimstreif mit vielen Mitosen, das inzwischen aufgetretene, noch unpaare mesodermale „untere Blatt“, auf dem endlich, wie auf einem Polster die unpaare Mycetomanlage ruht. An ihr kleben immer noch die im Dotter liegenden reichlichen Bakterienansammlungen mit den dazu gehörigen Kernen. Diese haben sich nun aber vielfach von ihnen getrennt und pflegen — zum Teil schon viel früher (wie in Fig. 5 Taf. 13 links) — den Stempel tiefgehender Degeneration zu

tragen; ihr Chromatin verklumpt, sie werden stark färbbar und sind oft kaum mit Sicherheit von Dotterbrocken zu unterscheiden.

Zu dieser Zeit sind bereits die ersten Anlagen der Mundgliedmaßen und Extremitäten erkennbar (auf Textfig. Be nur ganz schwach, da sie einem medianen Schnitt entspricht).

Das Keimstreifende wächst nun zunächst senkrecht auf die seitliche Eioberfläche zu, biegt hierauf aber aus Platzmangel im stumpfen Winkel ab, wobei die S-förmige Krümmung noch extremer wird und der Embryo etwas mehr nach der Invaginationsstelle zusammengeschoben wird. Der Querschnitt des Keimstreifens wird bedeutend breiter und das untere Blatt sondert sich in zwei Mesodermstreifen (Textfig. Bf, Taf. 14 Fig. 3). Mit diesen Vorgängen geht eine Abflachung des Mycetoms Hand in Hand. Es wird zu einem niederen, runden Kuchen. Waren schon vorher die Zellgrenzen in ihm dadurch, daß sich die Mycetocyten mehr gegeneinander abrundeten, viel deutlicher geworden, so ist jetzt das Gefüge noch lockerer geworden. Für die Entfaltung der definitiven cytologischen Merkmale der Mycetome bedeutet dieses Stadium einen wichtigen Wendepunkt. Bisher wurden die einzelnen Mycetocyten durch die ständig vorkommenden Mitosen zahlreicher, aber auch kleiner (man vergleiche Taf. 13 Fig. 4 mit Taf. 14 Fig. 2), ohne daß eine wesentliche Vermehrung der Bakterien zu konstatieren gewesen wäre. Jetzt aber sind die meisten Zellen mit dichten Bakterienansammlungen erfüllt, womit leider wieder eine geringere Neigung, sich mit E.-H. zu färben, parallel geht. Gleichzeitig aber hört die Fähigkeit mitotischer Zellteilung auf und wird durch Amitosen ohne darauffolgende Plasmateilung und beginnendes Riesenwachstum der Zellen abgelöst.

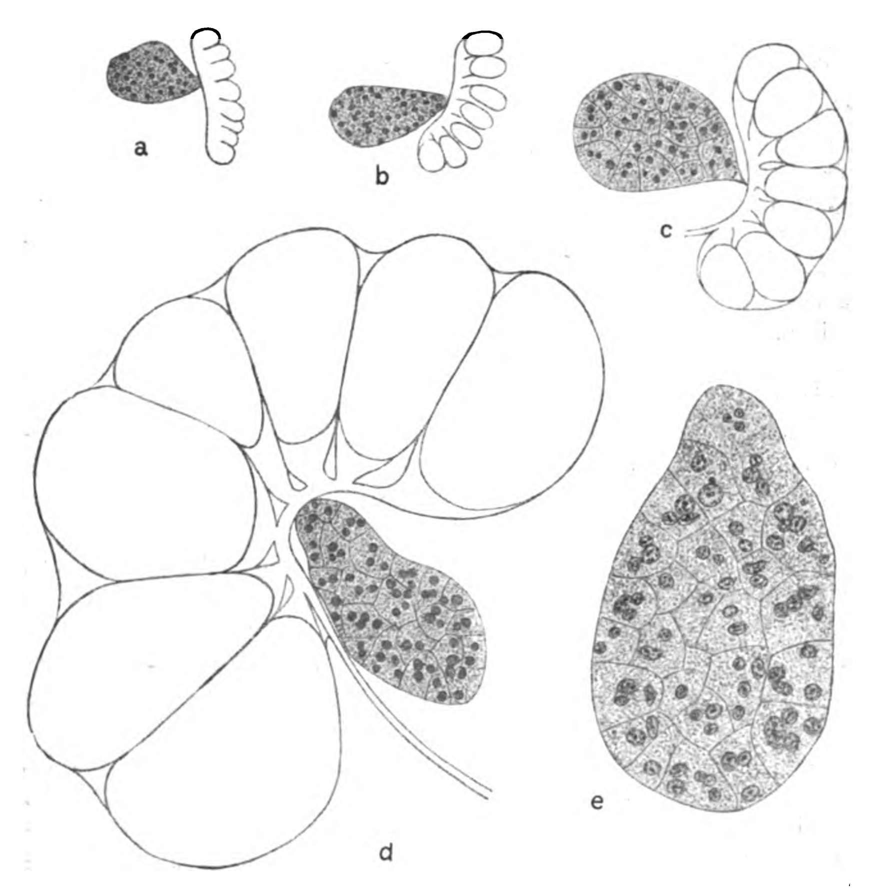
Das Anwachsen geht nicht bei allen Zellen gleichmäßig vor sich, sondern es sind zunächst nur einige, die die anderen beträchtlich überflügeln und dann jedesmal größere, chromatinreichere Kerne enthalten; die amitotische Zerschnürung derselben erfolgt erst, nachdem das Plasma- und Kernwachstum eingesetzt hat. Auf dem in Fig. 3 Taf. 14 wiedergegebenen Schnitt ist zufällig keine Zelle vorhanden, in der dieser wichtige Umschwung eingetreten wäre, Fig. 4 gibt jedoch eine solche bei gleicher Vergrößerung wieder.

Bevor wir die histologische Differenzierung bis zu ihrem endgültigen Zustande weiterverfolgen, seien die weiteren organologischen Schicksale kurz geschildert. Während der fortschreitenden Entwicklung des Embryos — Sonderung des Kopfes, Ausbildung des Nervensystems, Auswachsen von Mundgliedmaßen und Extremitäten,

Anlage des Stomodäums und Proktodäums — streckt sich derselbe wieder mehr in die Länge und schiebt sich dabei sogar über die vordem erreichte Stelle noch hinaus. Gleichzeitig geht die Zerschnürung des Mycetoms in zwei in die seitlichen Regionen des Abdomens einsinkende Hälften vor sich. Textfig. Bg u. h sollen die Lagebeziehungen veranschaulichen; sie stellen einen seitlichen und einen medianen Sagittalschnitt durch den gleichen Embryo dar. Der Medianschnitt des vorhergehenden Stadiums bot noch das unpaare Mycetom in seinem größten Durchmesser dar, dieser läßt nun nur einen ganz kleinen rundlichen Querschnitt erkennen, der dem Keimstreif nicht mehr dicht anliegt. Verfolgt man aber die Serie nach beiden Seiten weiter, so werden die Querschnitte nach den Flanken zu immer größer und erreichen schließlich die in Fig. h wiedergegebene maximale Ausdehnung. Mit anderen Worten, noch vor Ausbildung des Mitteldarms kommt es zu einer hantelförmigen Zerschnürung des Organes, wobei zunächst eine schmale Brücke beide Mycetome noch verbindet.

Der Embryo hat sich damit der Phase der Umrollung genähert. Nach derselben sind beide Teile stets völlig getrennt vorzufinden. Über den Augenblick der Zerreißung kann ich keine genauen Angaben machen, sicher liegt er schon vor der Umrollung. Fig. 5 Taf. 14 stellt ein junges Mycetom nach derselben dar, wie es den schmalen Raum zwischen dem Mitteldarm, der noch den ganzen Dotter enthält und nur von einem flachen, unscheinbaren Epithel gebildet wird, und der Hypodermis einnimmt, kranial- und kaudalwärts von dorsoventralen Muskelbündeln begrenzt. Das Organ setzt sich nun deutlich aus zweierlei Elementen zusammen, größeren, bakterienhaltigen Zellen und kleineren, aus denen in der Folge wohl die umhüllenden und zwischen die Mycetocyten sich einkeilenden Elemente werden. In frischgeschlüpften Larven stellt man noch den gleichen Zustand fest; da es jedoch nicht möglich ist, aus diesen jungen Stadien die Mycetome herauszupräparieren, ist die gute Fixierung derselben nicht leicht und die Abgrenzung der Zellen gegeneinander nicht immer recht klar. Von Häutung zu Häutung wächst nun das Organ; damit gehen aber nicht etwa Zellteilungen Hand in Hand, sondern begleitet von weiteren amitotischen Kernzerschnürungen, die 4—5 Kerne entstehen lassen, setzt sich das bereits angebahnte Wachstum der Mycetocyten in außerordentlichem Grade fort. Die Textfig. C möge dies veranschaulichen. Sie gibt ein Mycetom männlicher Tiere aus dem ersten, zweiten, dritten und vierten Larvenstadium und aus der Imago wieder. Zwischen d u. e

wäre noch ein vermittelndes Bild des fünften Larvenstadiums zu denken. Man erkennt daran, wie die vielkernigen Mycetocyten nicht zahlreicher, aber immer größer werden. Fig. 4, 6, 7, 8 geben einige Etappen dieses Wachstums nach Schnitten wieder, wobei zu bemerken ist, daß letztere Figur keineswegs eines der größten Elemente darstellt.



Textfig. C. Das Mycetom der Bettwanze (♂) während der Häutungsstadien (a—d, am Boden hängend) und aus einer Imago (e).

Daß im männlichen Geschlecht eine deutliche Beziehung zum Hoden auffällt, haben wir schon oben vermerkt. Der Vergleich der Häutungsstadien ergibt, daß diese schon von Anfang an vorhanden ist. Stets liegt das Organ in der Krümmung der Gonade, anfänglich sie an Größe übertreffend, später aber von ihr überflügelt. Eine

genauere Untersuchung der Entstehung der Gonade würde wohl die entwicklungsgeschichtliche Begründung dieses Verhältnisses beibringen. Wir wissen, daß die Urgeschlechtszellen der Insekten in zahlreichen Fällen sich mit aller Deutlichkeit von den hintersten Blastodermzellen ableiten lassen; die hier ob ihrer Infektion wohl nicht in Frage kommen. Vermutlich wird es sich aber um benachbarte Elemente handeln, die während der Entwicklung ihre Lagebeziehungen bewahren und auch auf diesen späten Stadien noch bekunden. Man denkt hierbei unwillkürlich an die beiden Zellgruppen, die auf späteren Blastodermstadien auftauchen und bakterienbeladen die Mycetomanlage lange begleiten. PIERANTONI hat bei *Icerya* die Urgeschlechtszellen in recht ähnlicher Weise die Mycetomanlage flankieren gesehen und ich selbst habe bei *Camponotus*, bei dem die Topographie des infizierten Blastoderms eine ganz identische ist, an entsprechender Stelle zwei Zellgruppen auftauchen sehen, in denen ich die Urgeschlechtszellen vermute (Tier und Pflanze p. 165). Andererseits haben wir vielfach degenerative Erscheinungen an den der jungen Mycetomanlage in der Folge anhaftenden Kernen beobachtet und auf spätere Stadien nichts gefunden, was wie eine geschlossene Gonadenanlage ausgesehen hätte. Dieser Punkt verdiente noch weiterer Prüfung. Würde sich dennoch eine Beziehung zwischen jener paarigen Zellgruppe und den Gonaden feststellen lassen, so würde die intensive Durchsetzung so junger Keimdrüsen mit Symbionten, die uns *Acanthia* wie kein anderes Objekt vorführt, eine einfache Erklärung finden, denn dann läge der originelle, einzig dastehende Fall einer Infektion der Urgeschlechtszellen, aus denen ja Ei- wie Nährzellen herzuleiten sind, vor. Völlige Klarheit über das endgültige Schicksal der außerhalb des Mycetoms sich befindenden Bakterien konnten wir nicht gewinnen. Sie scheinen sich eher im Dotter zu zerstreuen und auf sie dürften auch die im Fettgewebe, in Leucocyten usw. auftauchenden Symbionten zurückzuführen sein.

Im weiblichen Geschlecht sind ebenfalls topographische Beziehungen zum Ovar vorhanden, aber sie sind nicht derart in die Augen springende wie im männlichen.

Mit einigen Worten müssen wir noch die Wandlungen im Plasma der jungen Mycetocyten und die Entfaltung ihrer Kernstrukturen streifen.

Wir haben bereits vermerkt, daß von einem gewissen Stadium an anstelle der stark färbbaren wenig zahlreichen Stäbchen ein dichtes Geflecht derselben tritt und daß damit eine Abnahme der Färbbarkeit Hand in Hand geht. Wenn die Mycetocyten mit dem

Riesenwachstum einsetzen, steigert sich dies derart, daß auf Schnitten die Natur des Plasmainhaltes kaum mehr zu erkennen ist. Die Zelle erscheint dicht granuliert und man wird es niemand verargen dürfen, wenn er an solchen Präparaten den wahren Sachverhalt übersieht. Lebendbeobachtung und Ausstriche aber überzeugen, daß diese Granulierung nichts anderes darstellt als den Ausdruck des Schnittbildes eines durch die Fixierung zusammengebackenen Bakterienfilzes. Es handelt sich um die gleiche Erscheinung, wie bei der dichten Ballenbildung in den Nährzellen, die durch Zerquetschen ohne weiteres verständlich wird. Hier wie dort werden die dichten Ansammlungen von dem kleineren Symbiontentypus gebildet, zwischen dem aber in den Mycetocyten sich stets noch der kräftigere, größere, wohl färbbare erhält, wenn er auch auf Schnitten natürlich noch mehr als im Ausstrich in den Hintergrund gedrängt erscheint (vgl. Fig. 7, 8 Taf. 14). Daß er es vornehmlich ist, der die Eizellen infiziert, haben wir oben gesehen, inwieweit auch kleine Formen ihn hierbei begleiten, läßt sich natürlich kaum entscheiden. Nach allem, was wir feststellen können, sind wir aber offenbar berechtigt, hierin nur zwei Zustände des gleichen Organismus zu sehen. Insbesondere spricht natürlich der Umstand eindringlich dafür, daß zwei Phasen, in denen der eine, bzw. der andere Typus herrscht, so plötzlich aufeinander folgen, und daß der Umschwung sich mit dem spontanen Einsatz einer enormen Vermehrungstätigkeit deckt.

Dem Wachstum der Mycetocyte geht ein solches der Kerne parallel. Daß sich aber auch ihre Struktur wesentlich ändert, kann man dem Vergleich der Figuren, etwa Taf. 14 Fig. 4, 6, 7, 8, 9, 10 entnehmen. Anfangs rund, mehr oder weniger gefleckt erscheinend und einige Nucleolen führend, werden sie länglich, hier und da unregelmäßig gestaltet, chromatinreicher und enthalten unter Umständen zahlreiche Nucleolen. Für die Kerne der erwachsenen Mycetome insbesondere ist charakteristisch, daß das Chromatin sich mehr zentral auf einige Klumpen zusammenballt und daß von diesen feine, mit wenig Chromatin beschickte Züge nach der Kernmembran gehen. Manchmal sind in die Chromatinansammlungen beträchtliche Nucleolen, wie in Fig. 9, eingelagert. Der Zustand des Kernes in Fig. 10 mit schaumigem Chromatinkörper und zahlreichen peripheren, vakuolisierten Nucleolen dürfte der eines alternden sein. Er entstammt einer der zentral gelegenen Mycetocyten, deren Plasma gerne einen lockeren, etwas gestörten Eindruck macht und die auch in diesem Falle besonders reich mit den früher erwähnten, rätselhaften Einschlüssen beladen war.

Vergleichen wir die Entwicklung der Bettwanzenmycetome mit der bei anderen Insekten, so bieten sich eine Reihe verwandter Züge, die uns nicht überraschen werden, wenn wir daran denken, daß hier wie dort der Embryo vor eine ganz ähnliche Aufgabe gestellt wird. Liegen ja zu Beginn der Furchung in den meisten Fällen die Symbionten am hinteren Eipol, sei es unter der Oberfläche ausgebreitet, sei es einen dichten, scharf abgesetzten Ballen bildend. In ersterem Falle werden die Furchungskerne bei der Blastodermbildung ohne weiteres in die infizierte Region einsinken und zur Entstehung primärer Mycetocyten führen, in letzterem sind gewisse Schwierigkeiten gegeben, die einer gleichmäßigen Ausbildung des Blastoderms hinderlich sind. Den Verhältnissen bei *Acanthia* völlig gleichende Bedingungen habe ich bei *Camponotus* angetroffen. Auch hier ist nach Abschluß der Furchung die ganze hintere Region des Blastoderms gleichmäßig infiziert. Die weiteren Schicksale sind hier jedoch völlig verschieden, da sich der Keimstreif an einer anderen Stelle anlegt und die infizierten Zellen in der Folge über den Mitteldarm ausgebreitet werden (1921).

Wo bei anderen Insekten die Invagination am hinteren Eipol einsetzt, kommt es dagegen zu ähnlichen Erscheinungen. Die bisher bekannten Fälle betreffen aber nur Eier mit massiver Infektionsmasse. Am ähnlichsten verhalten sich die Wintereier der Aphiden (Tannreuther (1907) nach der von mir (1921) vorgenommenen Umdeutung). Der große runde Symbiontenklumpen hindert hier eine gleichmäßige Blastodermbildung. Verspätet rücken in ihn benachbarte, schon an der Oberfläche angelangte Kerne ein. Wie bei der Bettwanze erfolgt nun die Invagination so, daß die Pilzkugel genau den Abschluß der Einstülpung darstellt und notwendig von ihr mitgeschoben werden muß. Nur hat sie von Anfang an infolge der vielen Symbionten und spärlichen Kerne vielmehr den Charakter eines Fremdkörpers und wird auch viel früher als bei unserem Objekt aus dem Verbande des Keimstreifens ausgestoßen. Auch hier wächst dieser später an ihm vorbei und kommt es schließlich zu einer Zerschnürung in zwei seitliche Organe, deren Zusammenhang aber dauernd durch eine Brücke gewahrt bleibt. Bei gewissen Schildläusen geht die Sonderung der Mycetomanlage vom eigentlichen embryonalen Material noch früher vor sich. Pierantoni hat von *Icerya* beschrieben, daß der kleine Symbiontenhaufen gleich bei der Blastodermbildung, mit einigen Kernen versorgt, von diesem abgedrängt wird und dicht hinter dieses zu liegen kommt. Nichtsdestoweniger wird auch diese Mycetomanlage von der Spitze der

Einstülpung bis an das vordere Ende des Eies geschoben und dort erst biegt dieselbe ab und läßt sie in der künftigen Abdominalregion liegen. Auch hier kommt es erst in der Folge zu einer Zerteilung in zwei laterale Organgruppen.

Vergleichen wir diese drei Fälle, so stellt sich *Acanthia* als der dar, bei dem das infizierte Zellmaterial noch am längsten im Verbande des Keimstreifens verharrt und sich ihm am harmonischsten einfügt, ein Umstand, der sicher dadurch zu erklären ist, daß die Infektion der einzelnen Zellen lange Zeit eine sehr mäßige ist, dieselben anfangs regelrecht am Aufbau des Blastoderms teilnahmen und infolgedessen mit dem keimfreien benachbarten Blastoderm organisch verknüpft waren, und der Habitus der embryonalen Zellen sich während der Invagination nicht allzu wesentlich von dem der jungen Mycetocyten unterschied.

Ein ganz ähnlicher Transport der Mycetomanlagen kommt auch sonst noch mehrfach vor. Ich konnte ihn z. B. von den Aleurodiden schildern, bei denen die Verhältnisse nur insofern modifiziert sind, als die Symbionten während dieser Zeit noch in mütterlichen Zellen stecken, bei einer Isside (Eurybrachys) habe ich gelegentlich einer noch nicht abgeschlossenen Studie über die Mycetome der Cicaden den gleichen Prozeß wieder verfolgt, von dem schon Heymons bei *Ciceda septemdecim* einiges gesehen hatte. Nur kommt es bei Eurybrachys erst ganz auffallend spät zu einer Versorgung des Symbiontenballens mit Kernen, und dieser wird, nur oberflächlich von Zellen umhüllt, ganz in dem Zustande, in dem er sich im Ovarialei befand, vom Keimstreifende in die Tiefe geschoben. Auch die Pediculiden wiederholen ihn, nur sind wir hier leider nicht über die Einzelheiten unterrichtet. Es handelt sich also um eine ganz allgemeine entwicklungsgeschichtliche Regel, sobald Infektion am hinteren Pol und Invagination an gleicher Stelle zusammentreffen.

Mit einigen Worten sei auch noch auf die interessante Erscheinung einer plötzlichen Hemmung mitotischen Teilungsvermögens, verbunden mit einsetzendem Riesenwachstum und amitotischen Kernteilungen eingegangen, denn auch hier handelt es sich um generelle Vorgänge, die zu Vergleichen herausfordern. Daß Mycetocyten zu besonders großen, ja unter Umständen riesenhaften Zellen werden, begegnet uns in zahlreichen Fällen und es fehlt nicht an deutlichen Hinweisen, daß dieses Wachstum durch den fremden Ballast des Plasmas ausgelöst wird. Bei *Periplaneta* bilden die im Fettgewebe lokalisierten Bakterien vorübergehend einen dichten Haufen im Dotter. Heymons fand nun, daß diejenigen Dotterkerne, die in

diesen eintreten, alsbald heranwachsen, unregelmäßige Gestalt annehmen und die im Dotter bleibenden Kerne an Größe um ein Mehrfaches übertreffen. Bei den Anobien stellte ich selbst fest, daß die Mitteldarmzellen vor der Infektion mit den symbiontischen Hefen normale Größen besitzen, während sie in der Folge, dicht gefüllt, enorme Dimensionen annehmen, denen gegenüber die dazwischen eingeschalteten freien Elemente völlig in den Hintergrund gedrängt werden.

Die „Pseudovitellus"zellen der Blattläuse erhalten einen Habitus, der den Anfänger schon oft verführt hat, sie mit Eizellen zu verwechseln. Das unpaare Mycetom der Coccinen besteht aus sehr großen Elementen usw. Durchweg geht dieses Wachstum mit entsprechendem Kernwachstum Hand in Hand und hängt innig zusammen mit dem Umstand, daß die starke Füllung des Plasmas einen die Zellvermehrung hemmenden Einfluß besitzt. Dieser kann sich in einem völligen Ausbleiben weiterer Kernteilungen äußern oder zunächst in Störungen des mitotischen Prozesses. Bei den Coccinen traf ich mit zunehmendem Wachstum der Mycetome abnorme vielpolige Spindeln an, die zwar noch zur Bildung zweier Kerne führten, deren Teilprodukte aber sich wieder nachträglich vereinten und so zu einer sich immer mehr steigernden Summierung der Chromosomenzahlen führten (hunderte statt etwa 20). Auch die Feststellung Schrader's (1920), daß die Mycetocyten von *Trialeurodes* etwa doppelt so viel Chromosomen enthalten, als die übrigen somatischen Zellen, erklärt sich sicher auf solche Weise. Wenn endlich an Stelle solcher gestörter Mitosen amitotische Teilungen auftreten, so wird das nicht weiter Wunder nehmen und auf dieselben Ursachen zurückzuführen sein. Von den Amitosen bei *Periplaneta* war schon die Rede, die der *Acanthia*-Mycetocyten reihen sich hier ein; auch die zwei- und mehrkernigen Zellen, die uns in den Mycetomen der Cicaden begegnen, entstehen auf solche Weise.

In diesem Zusammenhang wird man sich auch an die zum Teil gewaltigen, von hunderten von Kernen erfüllten Syncytien vieler Cicaden und Psylliden erinnern. Leider ist ihre Genese noch ungenügend erforscht, und es ist möglich, daß sie zum Teil schon im Embryo als Syncytien auftreten, indem in eine Symbiontenansammlung viele Dotterzellen eindringen, ohne Zellgrenzen auszubilden. Wenn diese Kerne sich aber dann, wie man bei den sehr großen Syncytien unbedingt annehmen muß, in der Folge (amitotisch?) weiter vermehren, ohne Zellgrenzen zu bilden, so werden auch hier

die hemmenden artfremden Reize eine Rolle spielen.[1]) Daß kleinere „Syncytien“ bei Cicaden aus einkernigen Riesenzellen hervorgehen, konnte ich neuerdings feststellen,

Diese Tatsachen dürften genügen, um zu zeigen, daß der eigentümliche physiologische Umschwung der jungen *Acanthia*-Mycetocyten sich einer allgemeineren Gesetzlichkeit wohl einfügt. Eingehendere zellphysiologische Studien an symbiontenbeladenen Zellen würden sicher noch interessante Tatsachen zutage fördern, denn die bisherigen Beobachtungen sind stets mehr nebenher gemachte, und würden auch für die allgemeine Pathologie der Zelle wertvoll werden. Reagiert ja die Zelle auf gelegentliche Parasiten vielfach genau so, wie auf Symbionten, deren Reize sie bereits Jahrtausende hindurch in gleicher Weise treffen. Dabei denke ich vor allem an den Einfluß, den Microsporidieninfektionen auf die Wirtszellen ausüben. Die riesenhaften „Cysten“, die eine *Glugea* zu erzeugen vermag, die so sehr an Eizellen erinnernden 1,5 mm großen Gebilde in der Haut eines an *Lymphocystis* erkrankten Fisches hat man in neuerer Zeit als dem Wirtsgewebe zugehörig erkannt, nachdem schon Korotneff, Schröder, Mrázek an anderen Objekten ähnliches festgestellt haben. Stets geht hier Infektion der Zelle mit dem Aufhören der Teilungsfähigkeit und mit einem steten, unter Umständen ganz gewaltigen Umfang erreichenden Riesenwachstum Hand in Hand.

Der Kern der befallenen Zelle aber kann auch hier auf zweierlei Weise reagieren, entweder wächst er einfach riesenhaft heran, oder er teilt sich viele Male amitotisch und läßt so ein syncytienartiges Gebilde entstehen, in dem Kerne der Parasiten und des Wirtsgewebes so innig durchmengt sind, daß man begreift, daß hier der richtigen Deutung, solange die wichtigen Jugendstadien fehlten, große Schwierigkeiten gegenüberstanden. Kernwachstum ohne Amitose wird bei *Lymphocystis*-Infektion ausgelöst (Weissenberg), ferner in den Ganglienzellen von *Lophius* unter dem Einfluß von *Glugea lophii* Dofl. (Doflein, Mrázek), in den Lymphocyten von *Lumbriculus*, die von einem unbenannten Microsporidium befallen sind (Mrázek 1910) usw. Auch auf die riesigen, die bizarrsten Gestalten annehmenden Kerne sei noch hingewiesen, die Schuberg in Hodenkanälchen einer Barbe angetroffen hat, die mit Microsporidien infiziert waren.[2])

[1]) Es muß in diesem Zusammenhang auch auf die Syncytien hingewiesen werden, die in den Leuchtorganen der Cephalopoden und Fische so häufig sind.

[2]) Schuberg hat sicher recht, wenn er meint, daß eine genaue Durchsicht der Literatur noch zahlreiche ähnliche, wenn auch nicht derartig extreme Fälle zutage fördern würde. Er selbst verweist noch auf die von *Coccidium schubergi*

Amitosen dagegen treten auf bei den von Korotneff in den Spermatoblasten von *Alcyonella fungosa* beschriebenen *Myxosporidium bryozoides* (1892), bei *Myxocystis ciliata* aus *Limnodrilus*, wo Mrázek (1910) besonders schön beschreibt, wie aus den anfänglich kleinen einkernigen Zellen mächtige, zunächst ganz rätselhaft anmutende Gebilde werden, in denen die Wirtskerne zu Dutzenden in allen Zuständen der Zerklüftung verstreut sind, bei Infektion mit *Glugea anomala* im Stichling, wofür neuerdings Weissenberg nun auch die aufklärenden ersten Stadien beibringen konnte (1921). Auch die vielkernigen Komplexe in *Chaetogaster diaphanus*, der von *Thélohania chaetogastris* befallen ist, dürften nicht, wie Schröder (1909) meint, durch Infektion eines größeren Zellkomplexes entstanden, sondern auf eine einzige Ausgangszelle zurückzuführen sein, zumal er ja selbst lappige Kernformen und vermutliche Amitosen in den ein- wie in den vielkernigen Gebilden beschreibt. Neuerdings hat Weissenberg die Aufmerksamkeit besonders auf diese Reaktionen des Wirtsgewebes gelenkt und für solche Parasitenwohnstätten den Ausdruck Xenon vorgeschlagen (1922).

Die Parallelität solchen Verhaltens mit dem von Symbionten veranlaßten Auftreten von Riesenmycetocyten, von Amitosen in solchen und von ausgedehnten Syncytien liegt auf der Hand. Vertieft man sich mehr in die Einzelheiten, so wird sie nur noch deutlicher. Insbesondere treten hier wie dort stets im Gefolge der Infektion Veränderungen in der Kernstruktur auf. Wir haben sie bei *Acanthia* genau beschrieben, aus zahlreichen anderen Symbiontenuntersuchungen gehen sie ebenfalls hervor; stets werden die Kerne chromatinreicher, die färbbaren Substanzen mit Vorliebe in gröberen Schollen vereinigt, die Nucleolen vermehren sich. Das gleiche aber gilt von den herangezogenen, von Parasiten infizierten Zellen.

Nur in einem Punkte weichen die beiden Tatsachengruppen

---

infizierten Darmepithelzellen von *Lithobius*, in denen nur zu Beginn der Infektion Vergrößerung eintritt, auf die Lymphocyten von *Herpobdella*, die von Schizonten von *Orcheobius* befallen sind (Schuberg u. Kunze 1906), sowie auf Hämogregarineninfektionen bei Eidechsen (Laveran et Pettit 1908) und *Tupinambis* (Laveran u. Salimbeni 1909). Burgeff stellte bei den verpilzten Orchideenwurzeln fest, daß die Kerne der Pilzwirtszellen sich bei der Infektion bedeutend vergrößern (1909). Daß unter Umständen auch eine Fernwirkung der Parasiten ähnliche Erscheinungen bedingen kann, belegten die *Heterodera*-Zellen, in denen stets die in Kopfnähe des Nematoden gelegenen Zellen zu Riesenzellen werden und den Kern amitotisch zerklüften, und die sich vermehrenden und vergrößernden Kerne, die in der von *Trichina spiralis* befallenen und zugrunde gehenden Muskelfaser zu finden sind.

voneinander ab. Handelt es sich um Symbiose, so erfolgen wohl allerlei ungewöhnliche Reaktionen der Kerne, aber sie verfallen — wenigstens in den definitiven Organen — niemals einer Degeneration, wie sie von echten Parasiten hervorgerufen werden kann, wenn die zahlreichen Kerne der von *Myxosporidium bryozoides* infizierten Zelle z. B. schließlich sich in Körnerhaufen auflösen oder ganz Ähnliches nach Mrázek von einer *Myxocystis* ausgelöst wird. Dieser Umstand, der nicht genug betont werden kann, wirft helles Licht auf die verschiedenen Anpassungsgrade, die hier vorliegen, wo in einem Fall der tierische Körper bereitwillig Zellmaterial für einen willkommenen Gast zur Verfügung stellt und in dem anderen ein Parasit dieselben Reaktionen auslöst. Mrázek meint, daß dieser sich damit erst die nötigen Entwicklungsbedingungen schafft, so daß also auch hier ein Fall von „fremddienlicher Zweckmäßigkeit" im Sinne Becher's vorliegen würde. Wie bei den Pflanzengallen könnte man allerdings auch bei diesen tierischen „Gallen" den Einwand machen, daß es sich sehr wohl um eigendienliche Einrichtungen handeln könnte, denen es gelingt, die Eindringlinge eng zu lokalisieren und damit den Grad der Schädigung nach Kräften herabzusetzen, eine Auffassung, zu der sich auch Weissenberg bekennt.

Der Phase der Teilungshemmung ging bei *Acanthia lectularia* eine solche intensiver mitotischer Vermehrung der Mycetocyten voran. Insbesondere begegneten wir der auffälligen Erscheinung, daß nach Abschluß der Blastodermbildung zunächst eine stattliche lokale Wucherung der infizierten embryonalen Elemente auftrat. Auch hierfür möchten wir den Einfluß der Bakterien in Anspruch nehmen. Wenn mir auch unter den übrigen intracellulären Symbiosen kein Fall bekannt ist, der ähnlich sinnfällig wäre, so ergibt sich doch auf Schritt und Tritt, daß die jungen Mycetocyten zunächst eine solche Phase mehr oder weniger ungestörter Vermehrung durchmachen, die zur Bildung der jeweiligen Mycetomanlage führt, und wenn wir auch hier die Erscheinungen, die pathogene Zellinsassen verursachen, zum Vergleich heranziehen, so können wir auf die Wucherungen verweisen, die *Plasmodiophora* in dem Rindenparenchym des Kohls erzeugt, auf die Wurzelknöllchen, die das *Bacterium radicicola* an Leguminosen und anderen Pflanzen hervorruft und manches andere.

Schließlich können wir es uns nicht versagen, auf die eigentümlichen cytologischen Erscheinungen zu sprechen zu kommen, die bei Bildung der Leuchtorgane der Lampyriden auftreten. Von ihnen gibt bekanntlich Pierantoni an, daß sie bakterienerfüllten Myce-

tomen entsprechen, während neuerdings VOGEL zu dem Resultat kommt, daß in den Leuchtzellen keinerlei Microrganismen nachzuweisen sind. Bei diesem Streit der Meinungen sind die cellulären Einzelheiten der Organanlage nicht ohne Interesse. Die Leuchtorgane nehmen ihren Ursprung von typischen Fettzellen, die plötzlich ihren Charakter völlig ändern und zu regen Teilungen schreiten. Hierbei gehen nach VOGEL (1913) aus unregelmäßig zackig gestalteten alten Kernen plötzlich neue, chromatinreiche rundliche hervor und das Plasma wird dicht granuliert. HESS (1922) hat diesen Umschwung neuerdings ganz ähnlich geschildert. Dürften wir uns vorstellen, daß zu dieser Zeit die betreffenden Zellen von leuchtenden Microorganismen infiziert werden, so würde die rätselhafte Kursänderung derselben nach dem Vorangehenden verständlich.

5. Die Beziehungen zu den Symbiosen anderer blutsaugender Tiere.

Wir wiesen schon in der Einleitung darauf hin, wie sich in jüngster Zeit komplizierte Symbiosen bei Wirbeltierblut saugenden Tieren als außerordentlich weit verbreitet herausgestellt haben. Culiciden, Glossinen, Pupiparen, Oestriden sind unter den Dipteren zu nennen, Pediculiden sind durchweg Symbiontenträger, *Acanthia*, Gamasiden, Ixodiden schließen sich als weitere Arthropoden an, entsprechende Vorkommnisse bei einer Anzahl Hirudineen aber zeigen, daß die Erscheinung nicht auf diese beschränkt ist.

Was zunächst andere blutsaugende Heteropteren anbelangt, so dürfen wir nach allem, was wir über die Verbreitung solcher Symbiosen wissen, bestimmt annehmen, daß die wenigen weiteren bekannten *Acanthia*-(*Cimex*-)Arten ganz die gleichen Verhältnisse besitzen, wie unsere Bettwanze. Interessant wäre es aber, die großen, ebenfalls sich von Wirbeltierblut nährenden tropischen Conorhinen daraufhin zu prüfen, da sie trotz der gleichen Lebensweise in eine andere Gruppe (Reduviiden) gehören. Der Liebenswürdigkeit Herrn DR. ARAGAO's in Rio de Janeiro verdanke ich es, daß ich in der Lage war, einige lebende Tiere (*Triatoma megista*) zu studieren und an ihnen jedenfalls festzustellen, daß ähnliche Mycetome nicht vorhanden sind. Dagegen fand ich in lebend untersuchten Speicheldrüsen einmal zahlreiche stäbchenförmige Bakterien, ohne natürlich entscheiden zu können, ob es sich dabei um ein konstantes Vorkommen handelt. Zudem verzichtete ich auf die Beschaffung weiteren Materiales, als mir bekannt wurde, daß man im Hamburger Institut

für Tropenkrankheiten, das die Tiere in größerem Maßstabe züchtet, ebenfalls bereits dieser Frage nachgeht, so daß man über diesen Punkt wohl in einiger Zeit Aufklärung gewinnen wird.

Vergleicht man die übrigen Blutsaugersymbiosen mit der bei *Acanthia*, so konstatiert man, daß sich bei keiner engere Beziehungen zu derselben ergeben. Bei *Culex* und *Anopheles* sind eigene Ösophagusblindsäcke von Pilzen unbekannter systematischer Stellung, jedenfalls aber nicht von Bakterien besiedelt und diese leben frei im Lumen derselben (Schaudinn), bei Glossinen und Pupiparen sind in der Imago bestimmte Regionen des Mitteldarmepithels infiziert und im Zusammenhang damit zu tracheenversorgten hohen Polstern geworden (Stuhlmann, Sikora, Roubaud), während in der Larve bei Glossina — Pupiparen sind darauf nicht untersucht — die vordersten, im Proventrikel gelegenen Entodermzellen alleiniger Aufenthaltsort sind. In der *Gastrophilus*-Larve findet sich ein mächtiges, traubiges Mycetom am Hinterende des Tieres mit ganz isoliert dastehenden histologischen Verhältnissen (Trachealorgan). Die Läuse haben entweder ein unpaares Mycetom, das als „Magenscheibe“ tief in den Mitteldarm auf der Ventralseite eingedrückt ist (*Pediculus, Phthirius*) oder als langgestrecktes Organ dem Darm ebenfalls eng anliegt (*Haematopinus piliferus*), oder es fehlt ein geschlossenes Mycetom ganz und einzelne Mycetocyten sind über den Bereich des ganzen Mitteldarmes verstreut und haben sich hier ebenfalls tief zwischen die Epithelzellen gedrängt, obwohl sie sicherlich nicht entodermaler Herkunft sind (*Haematopinus*-Arten) (Sikora, Buchner). Bei Gamasiden fand Reichenow ein unpaares Mycetom, zu dem sich bei einer Art noch je ein seitliches gesellte, ebenfalls dicht dem Darm anliegend und in älteren Tieren unmittelbar an das Lumen angrenzend; bei *Ixodes* konstatierten wir selbst Zellen der entodermal entstehenden *Vasa Malphigi* als Aufenthaltsort der Symbionten. Die Rhynchobdelliden bieten denselben wieder eigene, drüsenähnliche Ösophagusausstülpungen, in denen sie intracellular hausen, bei *Hirudo medicinalis* sind es gar die Ampullen der Exkretionsorgane, in denen wir die Symbionten treffen.[1])

Der großen Mannigfaltigkeit der topographischen Verhältnisse steht eine ebensolche der Symbionten selbst und der Übertragungseinrichtungen gegenüber. Typische stäbchenförmige, einheitlich strukturierte Bakterien, wie bei *Acanthia*, treffen wir in ähnlicher Weise wohl noch bei *Gastrophilus* an, bei *Ixodes* handelt es sich um

[1]) Vgl. Fußnote S. 226.

Gebilde, die in den Malpighischen Gefäßen zu langen fädigen Bündeln auswachsen, sich hierbei gerne zopfartig umschlingend, die aber, wenn sie infizieren, wesentlich kürzer werden, wohl sicher auch um Bakterien. Die viel dickeren, mehr schlauchförmigen Pediculidensymbionten stellen vielleicht Bakterien vor, die nach meiner 1921 entwickelten Auffassung sich in Bakteroidformen umgewandelt haben; Roubaud erklärt die Symbionten der Glossinen für Saccharomyceten, ohne dies allzu wahrscheinlich machen zu können, bei *Placobdella* sind es lange, fädige Gebilde, bei den Gamasiden stößt Reichenow gar auf die seltsame Erscheinung, daß in den gleichen Organen ganz verschiedene Formen vorkommen können: kleine schwachgebogene plumpe Bakterien, schlanke Stäbchen, sehr lange, abwechselnd heller und dunkler sich färbende Fäden kamen in den gleichen Milbenspezies vor, in einer anderen spindelförmige Gebilde und ziemlich lange Fäden. Finden sich in einem Tiere zwei Formen gleichzeitig, so bewohnen sie stets gesonderte Zellen. Wenn wir auch von Insekten wissen, daß sie vielfach zwei völlig verschiedene Symbionten beherbergen, so bleiben die Verhältnisse bei den Milben doch höchst merkwürdig ob ihrer Regellosigkeit. Daß es sich nicht z. T. um gelegentliche parasitäre Eindringlinge handelt, geht aus dem Umstand hervor, daß sie in gleicher Weise die Eizelle infizieren, in allen Nachkommen auftauchen und nie in anderen Geweben sich niederlassen, wie das bei dem parasitischen Bakterium der Fall ist daß uns bei *Acanthia* so häufig begegnete.

Wenn auch aus dieser Zusammenstellung hervorgeht, daß unsere Kenntnisse von den Symbionten selbst noch sehr lückenhafte sind und ihre systematische Stellung z. T. noch ganz unsicher ist — es sind von keinem derselben bis jetzt Reinkulturen durchgeführt worden —, so kann man ihr doch jedenfalls mit Sicherheit entnehmen, daß die Unterschiede von Fall zu Fall viel zu groß sind, als daß man sich vorstellen könnte, es handle sich um einige wenige, einander nahe stehende Formen, die sich durch jeweilige spezifische Anpassung nach verschiedenen Richtungen hin modifiziert hätten.

Auch die Übertragungsverhältnisse dürften zumeist besser bekannt sein. Von *Culiciden* gibt Schaudinn lediglich an, daß er die Symbionten auch im Ei angetroffen hat, Einzelheiten hierüber sowie über den Sitz derselben in Larve und Puppe fehlen völlig. Von *Glossina* ist es wahrscheinlich, daß sie mit dem Secret der die Larve im Mutterleib ernährenden Milchdrüsen verfüttert werden und vom Darmlumen aus in das Epithel übertreten. Bei *Gastrophilus* harren die Verhältnisse noch der Untersuchung. Bei Pediculiden werden

zu diesem Zweck die eigentümlichen Ovarialampullen gebildet und von ihnen aus das jeweils älteste Ei am hinteren Pol infiziert. Bei Gamasiden treten auf höchst einfache Weise die Symbionten vom Mycetom direkt in die anliegenden Eier über und dringen — was sonst nirgends vorkommt — in die Dotterkugeln ein. *Ixodes* zeigt zunächst eine Infiltration des ganzen Keimepithels, von dem aus dann die Symbionten an die benachbarten heranwachsenden Ovocyten hinüberwandern, in der Folge einen mächtigen rundlichen Ballen bildend. Von den Rhynchobdelliden wissen wir nur, daß die jüngsten Tiere vor der ersten Nahrungsaufnahme schon infiziert sind, bei *Hirudo medicinalis* darf man vermuten, daß die Kokons infiziert werden und erst relativ spät in ihnen die jungen Würmer. Der *Acanthia*-Typus aber begegnet uns nirgends.

Also auch hier das gleiche Bild der Regellosigkeit. Aus alledem tritt deutlich hervor, daß es sich entsprechend der sporadisch da und dort auftauchenden eigenartigen Lebensweise der Wirte um ad hoc getroffene Einrichtungen handelt, in denen sich die verschiedenen, den Wirten durch ihre spezielle Organisation nahe gelegten Möglichkeiten widerspiegeln. Einförmigkeit der Verhältnisse treffen wir erst an, wenn wir auf die engsten, systematischen Einheiten herabsteigen, selbst innerhalb der Dipteren, innerhalb der Pedikuliden, innerhalb der Arachnoiden stoßen wir auch auf erhebliche Unterschiede.

6. Die Bedeutung der Symbiose.

Daß das so häufige Zusammentreffen von strikter Hämophagie und Symbiose nicht auf Zufall beruhen kann, sondern eine tiefere Bedeutung besitzen muß, liegt wohl auf der Hand. Wenn wir von den anderen biologischen Zwecken dienenden Leuchtsymbiosen absehen, liegen ja auch sonst überall Anhaltspunkte vor, daß der Wert solcher Einrichtungen ein ernährungsphysiologischer ist. Durch die neuen Untersuchungen ist der Kreis der blutsaugenden Symbiontenträger derart angewachsen, daß er sich, was Ausdehnung anlangt, fast ebenbürtig an dem zweiten großen Komplex messen kann, der die Symbiosen der Pflanzensäfte saugenden Hemipteren umfaßt. In meinem Symbiosebuch habe ich darauf hingewiesen, wie wir, solange zielbewußte physiologische Studien fehlen, immerhin aus dem sinngemäßen Vergleich der organologischen Verhältnisse wenigstens gewisse Anhaltspunkte hinsichtlich der Richtung gewinnen können, in der die Wirkungsweise der Symbionten zu suchen ist. Blutsauger und Pflanzensäftesauger stehen da in einem deutlichen Gegensatz.

Bei letzteren sind mit Ausnahme der sich so ernährenden Heteropteren (Kuskop) nirgends engere Beziehungen zum Darmkanal vorhanden, diffuse Besiedelung des Fettgewebes oder Mycetombildungen im Bereich desselben treten uns überall entgegen, unterdrücken den Gedanken an eine unmittelbare Beeinflussung der aufgenommenen Nahrung und lassen eine solche erst später im Verlaufe des Stoffwechsels auftretender Verbindungen wahrscheinlich erscheinen. In den uns hier beschäftigenden Fällen aber tritt gerade durch diesen Vergleich besonders deutlich ein „Wille" zum Darm zutage. Im extremsten Grade ist dies dort der Fall, wo, wie bei *Culex* und *Anopheles*, die Symbionten stets extracellulär leben und bei und nach dem Saugakte aus ihren Divertikeln in das eigentliche Mitteldarmlumen übertreten. SCHAUDINN schreibt hierüber: „Nach dem Saugen des Blutes bleiben meist nur wenige kleinste ovale oder kugelige Hefezellen in dem Reservoir zurück, zugleich finden sich auch spärliche Reste von Blut, das bei der letzten Entleerung des Reservoirinhaltes in dem Magen übrig blieb. Dieses Blut zersetzt sich und von dem darin enthaltenen spärlichen Traubenzucker dürften die Hefepilze gerade sich soweit vermehren, daß ihre Quantität für den nächsten Stich ausreicht; die bei Beginn des Stiches (in die Wunde) entleerten Hefezellen dürften zum größten Teil wieder in den Magen aufgesogen werden, denn man findet sie häufig im frisch gesogenen Magenblut in denselben Entwicklungsstadien wie im Reservoir. Während der Verdauung des Blutes im Magen vermehren sich die Pilze, anfangs noch hefeartig, dann mycelbildend, und produzieren dann eine winzig kleine Fruchtform, die ich auch in den Eiern der *Culex* wiederfinde."

Aber auch der Übergang zu intracellularem Leben schließt ähnliche Verhältnisse nicht aus: Bei *Placobdella* findet man häufig einige Symbionten auch im Lumen der „Ösophagusdrüse" und kurz nach dem Saugakt stets im Anfangsteile des Magendarmes sogar in großen Mengen. Egel mit stark vorgeschrittener Verdauung zeigen sie dann auch in den hinteren Regionen desselben teils einzeln, teils zu knäuelartigen Haufen vereinigt (REICHENOW).

Ähnlich liegen die Dinge bei Glossinen, denn durch Auflösung einzelner Mycetocyten des Darmepithels werden hier stets Symbionten frei und geraten in das Darmlumen, manchmal so zahlreich sich vermehrend, daß ROUBAUD von den reinsten Kulturen spricht, die sie hier bilden können. Bezüglich der Pupiparen dürfen wir wohl ähnliches vermuten.

Unmittelbar an das Lumen angrenzend, ohne daß jedoch von

einem Austritt aus den Zellen etwas bekannt wäre, finden wir die Mycetocyten in älteren *Liponyssus*, nahezu der gleiche Zustand wird bei *Haematopinus* erreicht, wo nur dünne Teile der Nachbarzellen sich zwischen diese und das Lumen schieben. Wie innig auch die Magenscheibe der Pediculiden in das Epithel eingesenkt ist, mag man daraus entnehmen, daß man sie früher für eine in den Mitteldarm sich ergießende Drüse gehalten hat.

Bei *Ixodes* finde ich, daß die Malpighischen Gefäße nicht nur massenhaft geformte Excrete in den Enddarm ausscheiden, sondern auch ein wässeriges Secret produzieren und daß letzteres auch in den infizierten Zellen geschieht. Daß die Gefäße sich am Ende des Mitteldarmes in diesen ergießen, läßt sie allerdings, besonders angesichts der beträchtlichen Ausstülpungen desselben, weniger geeignet erscheinen, den gesamten Darminhalt zu beeinflussen.

Noch weniger günstig erscheinen auf den ersten Blick die Nephridien des *Hirudo* und die Mycetome des *Gastrophilus* und der Bettwanze. Für die Ampullen der ersten hat jedoch schon Reichenow in einer Diskussionsbemerkung auf dem Zoologentag 1922 darauf hingewiesen, daß bei Darmfüllung diese der Darmwandung im ganzen Verlaufe dicht anliegen, und das gleiche gilt für unser Objekt auch, so daß hier doch ähnliche Lagebeziehungen entstehen, wie bei *Pediculus* oder den jugendlichen *Liponyssus*-Mycetomen. Bei der *Gastrophilus*-Larve endlich umschließen dieselben das Darmrohr ebenfalls in seinem hinteren Verlaufe aufs innigste.

Zudem haben wir ja ohne Zweifel das Recht, allen diesen Mycetomen eine gewisse Fernwirkung zuzuschreiben. Sie stellen tatsächlich nichts anderes dar, als einen besonders originellen Typus von inkretorischen Organen, die nicht eigene Secrete, sondern Microorganismenencyme in die Umgebung diffundieren lassen.

Überzeugen wir uns durch diesen Überblick von dem Vorhandensein dessen, was wir oben als „Willen zum Darm“ bezeichnet haben, so liegt es nahe, zu vermuten, daß die Symbionten in irgendeiner Weise die Blutverdauung befördern. Roubaud und Reichenow sind dieser Meinung und führen hierfür noch weitere spezielle Beobachtungen ins Feld, ersterer den Umstand, daß die vom Secret der Milchdrüsen überreichlich ernährte *Glossina*-Larve unverhältnismäßig wenige Symbionten, noch dazu an entlegener Stelle, besitzt und daß die Auflösung der Blutkörperchen in der Imago stets erst in der durch die Mycetocyten ausgezeichneten hinteren Region vor sich geht. Daß der vorhergehende Abschnitt nicht hierzu befähigt ist, geht insbesondere auch daraus hervor, daß bei zu früh geborenen

Tieren, deren Darm eingeschnürt ist, in der vorderen Hälfte die Verdauung drei, ja vier Tage keinerlei Fortschritte macht. Und Reichenow weist insbesondere darauf hin, daß bei *Placobdella* gerade um die frei im Blut liegende Symbiontenknäuel herum die Blutkörperchen sich auflösen. Die Feststellungen an *Gastrophilus* gestatten uns endlich, ein weiteres, sehr wesentliches Argument anzuführen. Weinberg (1908) prüfte die hämolytischen Fähigkeiten der Larvenorgane des *Gastrophllus*, natürlich ohne Kenntnis der Symbiose, und kam zu dem Schluß, daß Extrakte des Darmes in physiologischer Kochsalzlösung die roten Blutkörperchen auflöst, daß das aber noch leichter in einem solchen des Trachealorgans, also des Mycetoms, vor sich geht, während dem Fettkörper solche Fähigkeit abgeht!

Nach alledem wird man sagen dürfen, daß die Symbionten der wirbeltierblutsaugenden Tiere höchstwahrscheinlich in die Verdauung fördernd eingreifen, wobei es allerdings etwas wundernehmen muß, daß hierfür eine besondere fremde Enzymquelle nötig ist, wo es sich fast ausschließlich um Proteine und Lipoide handelt und proteolytische Fermente bei so zahlreichen Wirbellosen nachgewiesen sind, von denen wir nichts über Symbiosen wissen. Man wird vor allem auch die Frage aufwerfen, wie sich die übrigen Hämophagen verhalten, die noch nicht in unserer Symbiontenliste vertreten sind. Roubaud hat Tabaniden, *Stomoxys*, *Lyperosia* und die Larven von *Auchmeromyia luteola*, die am Kongo in den Hütten der Eingeborenen leben und nachts den Menschen stechen, untersucht, ohne etwas Ähnliches zu finden, auch von den Flöhen wissen wir nichts von innigen Symbiosen[1]), Trematoden sind bis jetzt nicht darauf untersucht worden. Roubaud meint nun, daß sich nur bei solchen Blutsaugern erbliche Symbiosen entwickelt haben, die jegliche andere Art der Nahrung verschmähen, also nicht wie *Tabanus*, *Stomoxys* usw. auch andere Flüssigkeiten aufnehmen und damit sich eine für die Verdauung nötige Darmflora erwerben. Reichenow folgt ihm in diesen Gedankengängen, gegen die man aber einwenden kann, daß einmal auch wasseraufnehmende Tiere ihre echten Symbionten besitzen, es sei nur auf *Culex* und *Anopheles* verwiesen, und daß andererseits strikte Hämophagen sehr wohl sich mit Microorganismen infizieren können und tatsächlich infizieren. Man denke nur an die Rickettsien,

[1]) Reichenow denkt an die Rickettsien, die aber keineswegs konstant vorkommen, und möchte in ihnen noch mangelhaft angepaßte Symbionten sehen. Der Umstand, daß sie sich auch in einer Reihe von Blutsaugern finden, die bereits echte Symbionten besitzen (Läuse, Melophagus), spricht nicht gerade dafür.



an das Bakterium, das wir so oft in der Bettwanze gefunden haben, an die Möglichkeit einer Infektion durch den After.

Schaudinn hat bekanntlich die Bedeutung der Culicidensymbiose in einer anderen Richtung gesucht. Der Umstand, daß die fraglichen Microorganismen dort beim Stechakte in die Wunde des Opfers übertreten, veranlaßte ihn, nach einer Wirkung in dieser zu fahnden und er kam auf den Gedanken, daß die lokale Hyperämie, die im Gefolge des Stiches auftritt und zu den bekannten Schwellungen führt, eine Reaktion auf die fremden, pflanzlichen Encyme darstelle. Er suchte die Vermutung experimentell zu prüfen, indem er durch Rotieren mit einer feinen Nadel eine kleine Wunde auf dem Handrücken herstellte, sobald am Grunde dieses künstlichen Stichkanals eine Spur Blut erschien, in diesen einen frisch entnommenen, symbiontenhaltigen Ösophagusblindsack einführte und sorgfältig verrieb. Die Folge war, daß Quaddeln entstanden, die den durch Schnakenstich erzeugten völlig glichen. Daß es sich um eine spezifische Symbiontenwirkung dabei handle, dafür sprach ihm vor allem auch ein Parallelversuch mit der Speicheldrüse, deren Secret man gewöhnlich für die Schwellung verantwortlich machte und macht. Ebenso in die Haut eingeführt, blieb jeder Effekt aus. Von ihrem Secret nimmt er daher als wahrscheinlich an, daß es vornehmlich verdauende Funktionen habe.

Ich habe mit den Mycetomen der Bettwanze die gleichen Versuche gemacht und dabei ebenfalls typische Quaddeln willkürlich hervorgerufen, und zwar glichen sie in jeder Hinsicht ganz denen, die sich bei mir im Gefolge eines Wanzenstiches einstellen, sowohl was Zeit des Erscheinens, Gestalt, Größe und Zeit des Schwindens anlangt. Ein Beispiel sei herausgegriffen, um dies zu belegen. 10^h 30′ wird ein Mycetom in den Unterarm eingeführt. Nach 2 Minuten beginnt die Schwellung, nach 15 Minuten ist der Höhepunkt bereits erreicht, ein rundliches, etwa 4 mm im Durchmesser betragendes Plateau. Dieser Zustand hält etwa 20 Minuten an, dann setzt langsam die Verflachung ein, die sich vor allem darin äußert, daß der Steilrand des Plateaus verwischt wird. Eine Stunde nach der Operation schreitet die Verflachung schon beträchtlich fort, die Schwellung schwindet allmählich ganz. Ganz das gleiche zeitliche Bild bietet der echte Wanzenstich.

Im Gegensatz zu Schaudinn's Erfahrungen erzielt aber die Implantation einer prallgefüllten Speicheldrüse ganz den gleichen Effekt. 10^h 30′ wird eine solche eingeführt, 10^h 34′ erscheint eine schwache Schwellung, 10^h 45′ ist genau wie in dem vorhergehenden

Versuch der Höhepunkt der Schwellung erreicht (der Durchmesser etwas größer als der der Mycetomquaddel), 10^h 50′ erste Anzeigen der Abflachung, 11^h 30′ ist diese schon weit fortgeschritten, 12^h ist die Schwellung im Verschwinden begriffen.

Parallelversuche, bei denen lediglich die gleichen mechanischen Manipulationen vorgenommen wurden, waren erfolglos. Hierbei tritt nur eine minimale Verdickung an der Einstichstelle ein.

Solche Erfahrungen bestärkten mich zunächst in der Annahme, daß Schaudinn recht haben möge. Der Unterschied im Verhalten der Speicheldrüse schien durch die verschiedenen anatomischen Verhältnisse erklärlich, denn bei der Bettwanze liegen ja völlig geschlossene Organe vor, und wenn in ihnen produzierte Stoffe in die Haut gelangen sollten, müßte man annehmen, daß sie den ganzen Körper überschwemmen und durch ein geeignetes Transportmittel in die Wunde überführt werden. Als solches aber käme das Speicheldrüsensecret allein in Frage.

Die Reaktionen, die ich nach Verpflanzung von kleinen Stückchen des Fettgewebes feststellte, waren mittels einer solchen Hypothese auch noch verständlich. Denn es ergab sich, daß diese die gleiche Wirkung hatten wie Mycetom oder Speicheldrüse. 10^h 48′ wird ein solches eingeführt, 10^h 52′ eine kleine Schwellung, 11^h eine richtige Quaddel, die 11^h 7′ den Höhepunkt erreicht hat (den gleichen Durchmesser wie eine Mycetomquaddel), 11^h 20′ schon im Abflachen begriffen, 11^h 40′ der Schwund weiter fortgeschritten.

Weitere Versuche machen aber die Schaudinn'sche Vorstellung doch recht fraglich. Als ich nämlich nun dazu überging, Gewebe von anderen Insekten in ähnlicher Weise zu prüfen, stellte sich heraus, daß solche auch von Formen, die niemals Blutsauger und gar keine Symbiontenträger zu sein brauchen, ebenfalls typische Quaddeln verursachen, wenn man sie in gleicher Weise in die Haut einführt. Ich verwendete beispielsweise Fettgewebe und Hoden von *Pyrrhocoris*, Fett von *Tenebrio molitor*-Larven und erhielt sich ganz analog verhaltende Quaddeln. Damit wird so gut wie sicher, daß die Fähigkeit der Quaddelbildung gar keine spezifische Erwerbung blutsaugender Tiere ist, sondern diese lediglich die Reaktion des gestochenen Organismus auf die Einführung artfremder Eiweißkörper darstellt, die ja sehr wohl eine dem Hämophagen willkommene Erleichterung der Nahrungsaufnahme durch die lokale Hyperämie bedeuten kann, zu deren Bewirkung es aber jedenfalls keiner so komplizierten Einrichtungen bedarf, wie sie die geschilderten Symbiosen darstellen. Merkwürdig bleibt, daß die Speicheldrüsen

von *Culex* nach Schaudinn keine Schwellung erzeugen sollen. Dieser Punkt bedarf notwendig der Nachprüfung. Es soll damit keineswegs von der Hand gewiesen werden, daß in besonderen Fällen, zu denen die Culiciden gehören mögen, die Symbiontenencyme einen mehr oder weniger erheblichen Anteil an der Schwellung haben, aber der ausschließliche Sinn der Symbiosen kann in ihm nicht liegen. Darin stimme ich nach meinen seither gemachten Erfahrungen mit Reichenow überein.

Die Korrektur der Schaudinn'schen Hypothese wird indirekt zu einer weiteren Stütze der Annahme, daß die Hämophagensymbionten in die Blutverdauung irgendwie eingreifen. Aber von einer endgültigen Klärung sind wir natürlich immer noch weit entfernt: angesichts der so verschiedenen Natur der Symbionten und der verschiedenen Formen, unter denen die Resorption des Blutes — bald extra-, bald intracellululäre Auflösung — vor sich geht, müssen wir vor allem damit rechnen, daß die spezielle Wirkungsweise von Fall zu Fall in den Einzelheiten eine ganz verschiedene ist. Mögen hier in nicht allzuferner Zeit an der Hand von Reinkulturen angestellte Versuche Aufklärung bringen.

Literaturverzeichnis.

André, Ch.: Recherches anatomiques et expérimentales sur la punaise des lits Journ. Phys. et Pathol. génér. T. 14 1912.

Berlese, A.: Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Revista di Patologia vegetale Vol. 6 1898.

Buchner, Paul: Vergleichende Eistudien. I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91 Abt. 2 1918.

—: Neue Beobachtungen an intracellularen Symbionten. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1919.

—: Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pedikuliden. Biol. Centralbl. Bd. 39 1920.

—: Studien an intracellularen Symbionten. III. Die Symbiose der Anobiinen mit Hefepilzen. Arch. f. Protistenk. Bd. 42 1921.

—: Tier und Pflanze in intracellularer Symbiose. Berlin 1921.

—: Über ein neues symbiontisches Organ der Bettwanze. Biol. Centralbl. Bd. 41 1921.

—: Rassen- und Bakteroidenbildung bei Hemipterensymbionten. Ebenda Bd. 42 1922.

—: Hämophagie und Symbiose. Naturwissenschaften 1922.

Burgeff, H.: Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.

Hase, A.: Beobachtungen über den Copulationsvorgang bei der Bettwanze. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin 1918.

Hess, W. N.: Origin and development of the light-organs of Photurus pennsylvanica de Geer. Journ. Morph. Vol. 36 1922.

KOROTNEFF: Myxosporidium bryozoides. Zeitschr. f. wiss Zool. Bd. 53 1892.

KUSKOP, M.: Bacteriensymbiosen bei Wanzen. Arch. f. Protistenk. (in Vorbereitung).

LANDOIS, L.: Anatomie der Bettwanze mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19 1869.

LAVERAN u. PETTIT: Contribution à l'étude de Haemogregarina lacertae. Compt. rend. Acad. Sc. Paris T. 147 1908.

— u. SALIMBENI: Sur une hémogrégarine de Tubinambis teguixin L. Ebenda T. 148 1909.

MRÁZEK, A.: Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 1910.

—: Sporozoenstudien. II. Glugea lophii DOFL. Sitz.-Ber. kgl. böhm. Ges. wiss.-math. Naturw. Kl. Prag 1899.

PIERANTONI, M.: Struttura ed evoluzione dell' organo simbiotico di Pseudococcus citri Risso, e ciclo biologico del Coccidomyces dactylopii BUCHNER. Arch. f. Protistenk. Bd. 31 1913.

REICHENOW, ED.: Die Hämococcidien der Eidechsen. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 42 1921.

—: Über intracelluläre Symbionten bei Blutsaugern. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 25 1921.

—: Intracelluläre Symbionten bei blutsaugenden Milben und Egeln. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 1922.

RIBAGA, C.: Sopra un organo particolare delle cimici dei letti. Revista di Patologia vegetale. Vol. 5 1897.

ROUBAUD, E.: Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsetsés. Ann. Inst. Pasteur T. 33 1919.

SCHAUDINN, F.: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.

SCHRADER, FR.: Sex Determination in the White-Fly (Trialeurodes). Journ. Morphol. Vol. 34 1920.

SCHRÖDER, O.: Thélohania chaetogastris, eine neue, in Chaetogaster diaphanus schmarotzende Microsporidienart. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 1909.

SCHUBERG, A.: Über Microsporidien aus dem Hoden der Barbe und durch sie verursachte Hypertrophie der Krone. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 33 1910.

— u. KUNZE: Über eine Coccidienart aus dem Hoden von Nephalis vulgaris. Verh. deutsch. zool. Ges. 1906.

SIKORA, H.: Beiträge zur Kenntnis der Rickettsien. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 22 1918.

—: Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pedikuliden. Biol. Centralbl. Bd. 39 1919.

STUHLMANN, F.: Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 26 1907.

TANNREUTHER, G. W.: History of the germ-cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 24 1907.

VOGEL, R.: Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. Zool. Anz. Bd. 41 1913.

WEINBERG, M.: Substances hémotoxiques secretées par les larves d'Oestres. C. R. Soc. Biol. T. 65 1908.

WEISSENBERG, R.: Zur Wirtsgewebsableitung des Plasmakörpers der Glugea anomala-Cysten. Arch. f. Protistenk. Bd. 42 1921.

WEISSENBERG, R.: Neue Beobachtungen über parasitäre Zellhypertrophie bei Fischen. Berl. klin. Wochenschr. 1921.
—: Lymphocystiskrankheit der Fische. Handb. d. pathog. Protozoen Bd. 3 1921.
—: Microsporidien, Myxosporidien und Chlamydozoen als Zellparasiten von Fischen. Versamml. d. Deutsch. Zool. Ges. Würzburg 1922.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe unter Verwendung von ZEISS 2 mm hom. Imm. und Comp. Oc. 8 entworfen. Die Tafeln 19 und 20 sind nachträglich auf $^3/_4$ verkleinert worden.

Tafel 12.

Fig. 1—5. Junge Ovocyten vor dem Anschluß an die Nährzellen, bereits infiziert.

Fig. 6. Junge Ovocyte mit Nährstrang. Die Bakterien dringen durch diesen ein.

Fig. 7 u. 8. Heranwachsende Ovocyten. Die Bakterien sammeln sich am hinteren Ende.

Fig. 9. Alte Ovocyte; definitive Anordnung der Symbionten.

Fig. 10. Nährzelle eines sehr jungen Ovars, infiziert.

Fig. 11. Teil des Nährzellkolbens eines jungen Ovars. Nährzellen und zentrale Faserzone infiziert, in ersteren die Symbionten zum Teil in Ballen vereint.

Fig. 12. Junge Ovocyte, die Symbionten einen Ballen bildend.

Fig. 13. Eileiter eines Larvenstadiums infiziert.

Fig. 14 u. 15. Bakterienhaltige Zellen zwischen Leukocyten und Spermien im Rezeptaculum seminis.

Fig. 16. Infizierte Fettzellen.

Tafel 13.

Fig. 1. Sehr frühes Stadium der Blastodermbildung.

Fig. 2 u. 3. Blastodermbildung fortgeschritten.

Fig. 4. Bildung des infizierten Hügels am hinteren Pol.

Fig. 5 u. 6. Sonderung des infizierten Zellmaterials und Beginn der Invagination.

Tafel 14.

Fig. 1. Invagination fortgeschritten; die Mycetomanlage noch im Zusammenhang mit Keimstreif und Amnion.

Fig. 2. Die Mycetomanlage isoliert, dem unteren Blatt anliegend.

Fig. 3. Die Mycetomanlage abgeplattet, das untere Blatt geteilt.

Fig. 4. Beginn des Riesenwachstums auf dem Stadium der Fig. 3.

Fig. 5. Junges Mycetom der einen Seite nach Umrollung, zwischen Hypodermis und Darmepithel.

Fig. 6. 5-kernige, heranwachsende Mycetocyte.

Fig. 7. Fortschreitendes Wachstum der Mycetocyte.

Fig. 8. Mycetocyte eines imaginalen Mycetoms.

Fig. 9. Kern einer solchen Mycetocyte.

Fig. 10. Kern einer (alternden?) Mycetocyte mit Plasmaeinschlüssen.

Kleinere Mitteilungen.

Zur Frage der Stachelbildung an Desmidiaceenzygoten.

Von

Gustav Klug.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

Das Untersuchungsmaterial wurde mir von Herrn Prof. V. LANGHANS, der es Ende August 1922 einem Tümpel am Hirschberger Großteich (Salzlecke VI, 62) entnahm, in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt, wofür ich Herrn Prof. V. LANGHANS meinen aufrichtigsten Dank sage.

Die mehr oder weniger ausgebildeten Copulationsprodukte von *Staurastrum hirsutum* (EHRBG.) BREG. zeigten in einer nahezu lückenlosen Kette alle Stadien der Stachelbildung und gestatteten so eine genaue Untersuchung der bislang immer noch offenen (OLTMANNS 1922) Fragen:

Gehen die Zygotenstacheln mit ihren charakteristischen Endverzweigungen aus plasmaerfüllten Ausstülpungen der primären Wand hervor, wie aus den Angaben von DE BARY (1858) zu entnehmen ist, oder

sind die Stacheln, wie SCHMITZ und BERTHOLD (1886) angeben, periplasmatische Bildungen der anfangs allerdings von innen heraus gebildeten Aussackungen?

Im Verlaufe meiner Beobachtungen an *Staurastrum* erwies sich die Annahme eines Periplasmas, trotz ihrer verlockenden Kompliziertheit, als vollkommen überflüssig, und da nicht anzunehmen ist, daß der Vorgang bei *Staurastrum* wesentlich anders verlaufen sollte als bei *Cosmarium* oder *Micrasterias* dürften die in der Folge geschilderten Vorgänge auch für diese gelten.

Die ursprünglich glatte, nur mit einer dünnen Membran versehene Zygote (Fig. 1) treibt fast gleichzeitig an der ganzen Oberfläche buckelartige Ausstülpungen, die sich allmählich zu stachel-

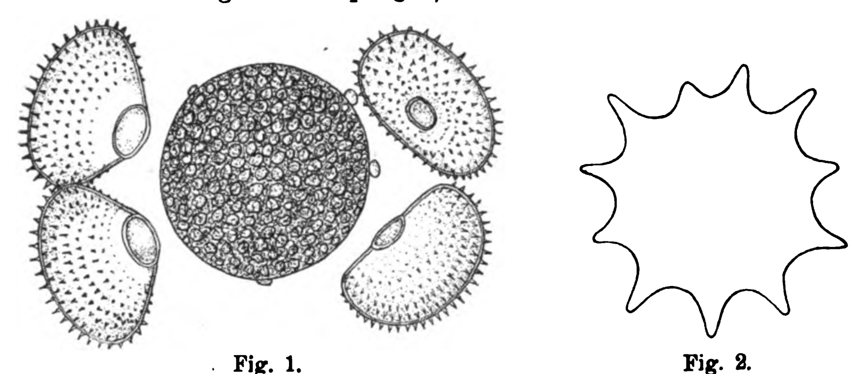


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Junge Zygote von *Staurastrum hirsutum* (Ehrbg.) Biel. Orig. 688×.
Fig. 2. Beginnende Stachelbildung. Orig. 688×.

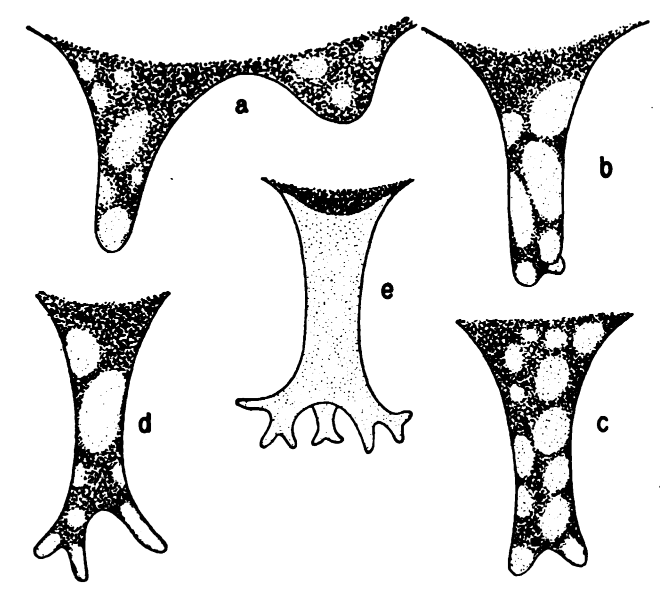


Fig. 3. Entwicklung der Stacheln. a die ersten Aussackungen. b—d Bildung der Endverzweigungen. e zelluloseerfüllte, fertige Zygotenstachel.
a—e Orig. 2200×.

artigen Gebilden verlängern. de Bary zeichnet an *Cosmarium Botrytis* diese Stacheln mit übertrieben dicken Zellmembranen und gegen die Enden scharf zugespitzt. Ähnliche Stadien von *Staurastrum* (Fig. 2) zeigen stets stumpf abgerundete Enden und eine ziemlich

zarte Membran. Diese primäre Membran bleibt bis zur Ausbildung der letzten Endverzweigungen zart und umschließt das Plasma, das eine direkte Aussackung des Zygotenplasmas darstellt, mit dem es auch bis zur Fertigstellung der letzten Gabeln in Verbindung steht (Fig. 3a—d). Besonders deutlich zeigten dies mit Orange und Eosin gefärbte Präparate. In Formalin fixiertem Material konnte die Loslösung des Protoplasmas von der Innenwand auch in den feinsten Endverzweigungen beobachtet werden.

Nach der Ausbildung der letzten Ausstülpungen beginnt die Einlagerung der Zellulose. Dieser Vorgang setzt gleichzeitig an der ganzen Innenfläche der primären Membran ein und läßt sich mittels der Chlorzinkjodreaktion schrittweise bis zur vollständigen Ausfüllung verfolgen.

Nirgends im Verlaufe der Entwicklung ließ sich Periplasma nachweisen, oder erschien die Annahme eines solchen notwendig. Ebensowenig konnte ich die nachträgliche Bildung von Verzweigungen feststellen. Begann einmal die Zelluloseeinlagerung, so war die Form und Zahl der Stacheln endgültig bestimmt (Fig. 3e).

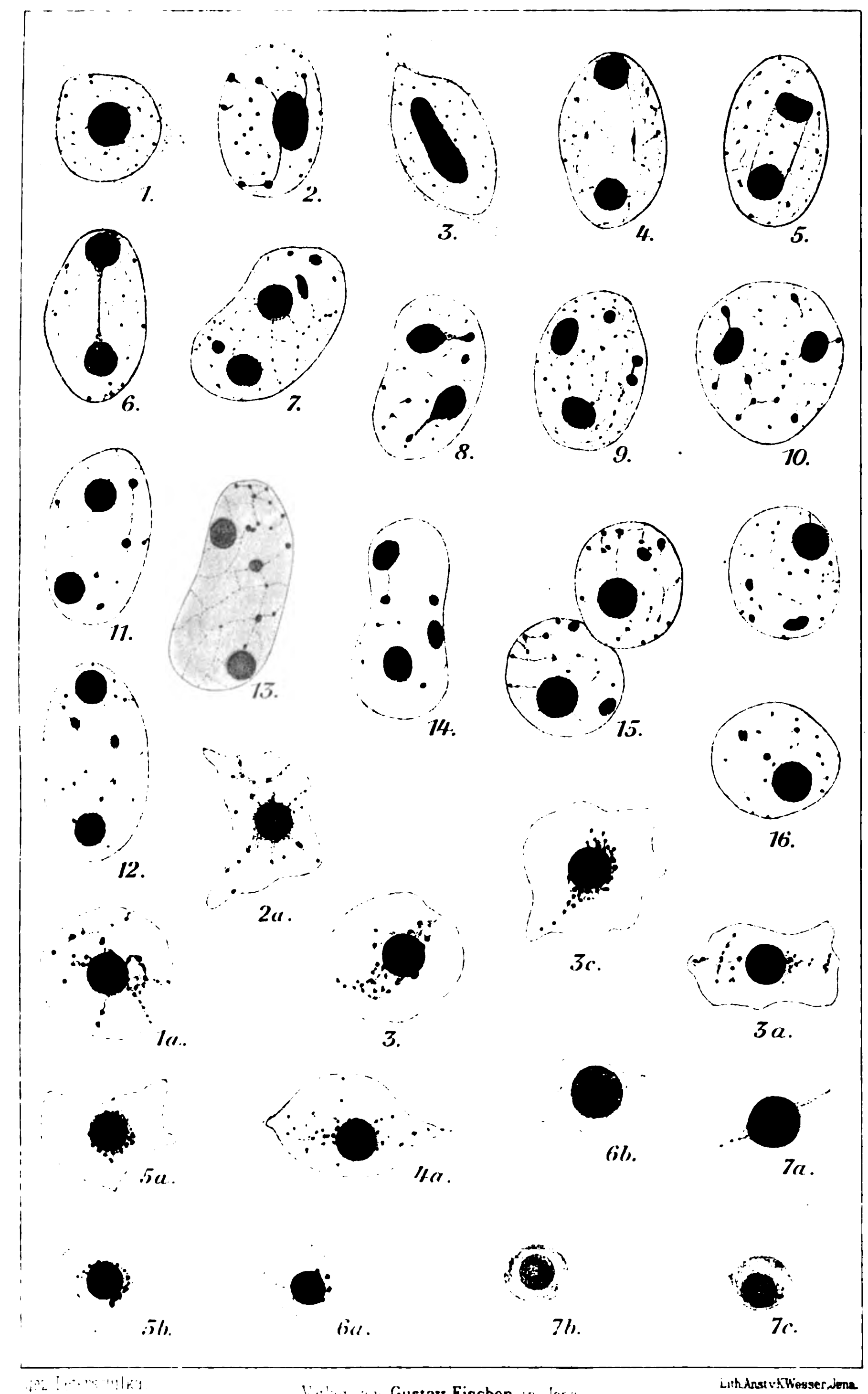
Die Stachelbildung an Zygoten verläuft wenigstens an dem von mir beobachteten Objekte um nichts anderes als die Ausbildung von Stacheln und Fortsätzen an den vegetativen Zellen, wie sie Hauptfleisch (1888) und Lütkemüller (1902) beschreiben: Ausstülpungen der Membran, in die von innen her Plasma eintritt und nachträgliche Ausfüllung mit Zellulose. Während die Zelluloseausfüllung bei den vegetativen Zellen unterbleiben kann (Hauptfleisch), ist sie bei den Zygoten definitiv geworden.

Hirschberg in Böhmen, Biol. Station.
Prag, Deutsches Bot. Institut, September 1922.

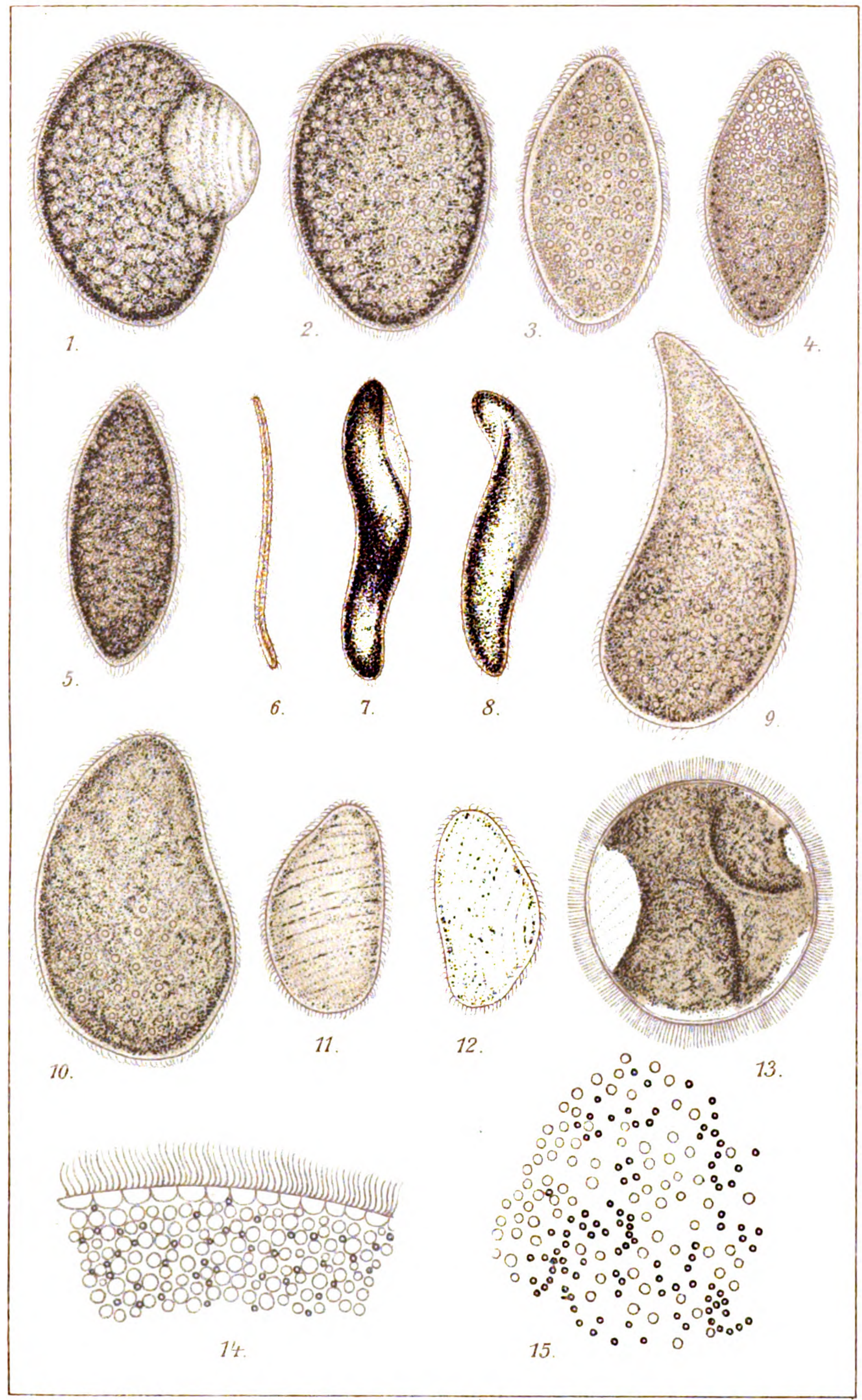
Literaturverzeichnis.

Bary, A. de: Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.
Berthold: Studien über Plasmamechanik. Leipzig 1858.
Hauptfleisch, P.: Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Diss. Greifswald 1888.
Lütkemüller, J.: Die Zellmembran der Desmidiaceen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen (Cohn) 1902.
—: Desmidiaceenzeichnungen aus seinem Nachlaß.
Oltmanns, Fr.: Morphologie u. Biologie der Algen. I. Jena 1922.
Ralfs: The British Desmidieae. London 1848.

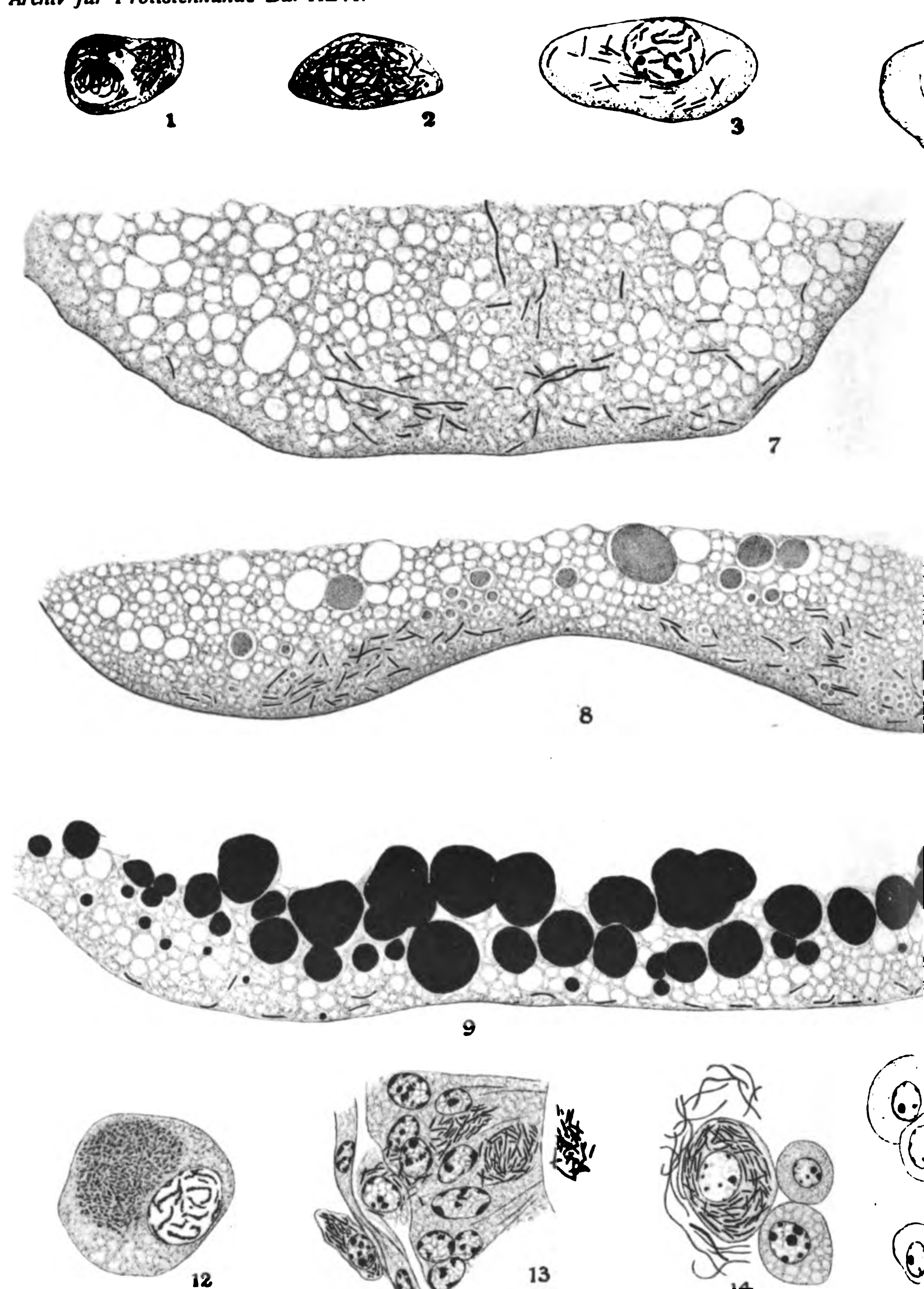




Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

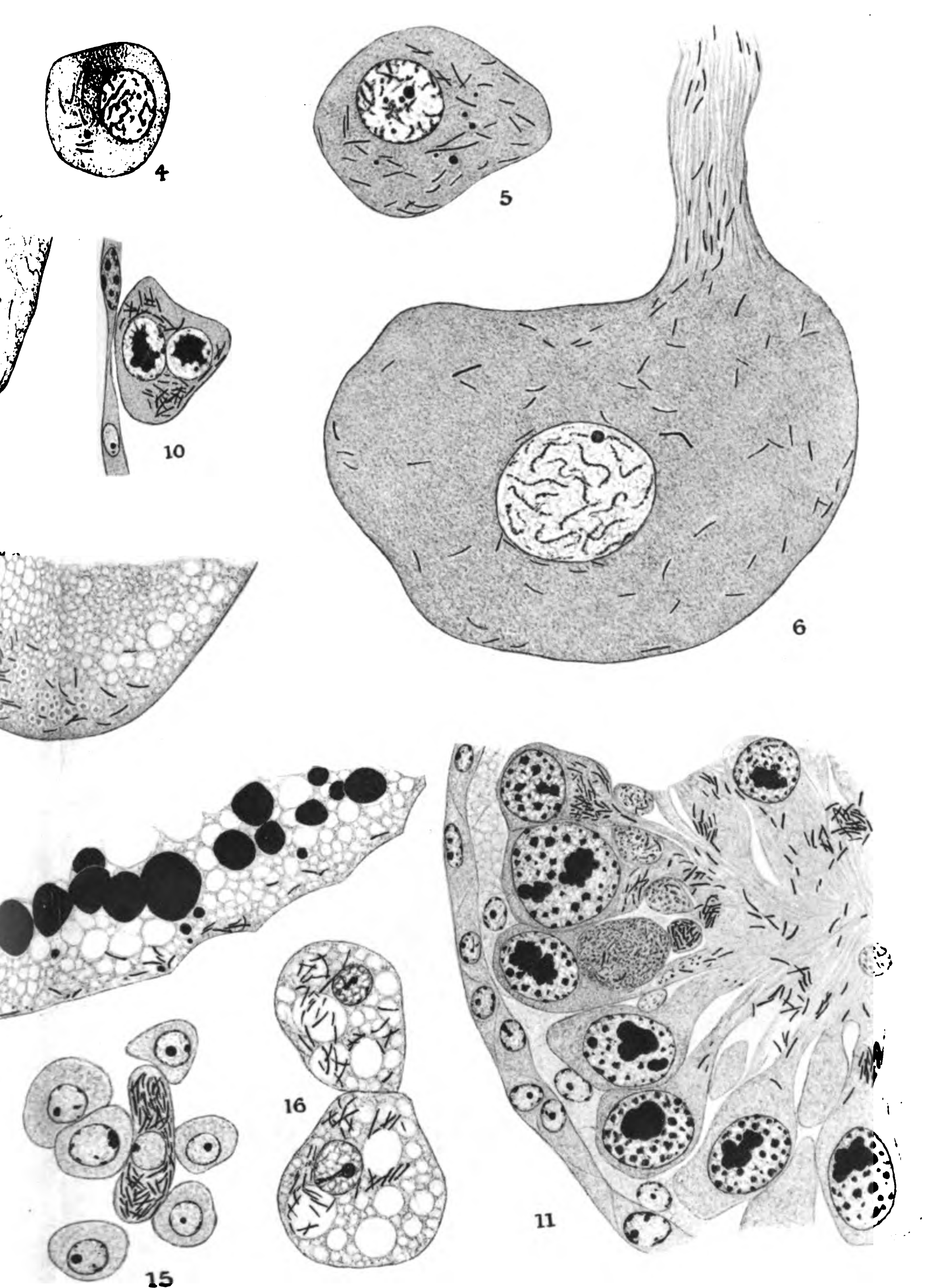


J. Spek gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



P. Buchner gez.

Verlag von Gustav Fis



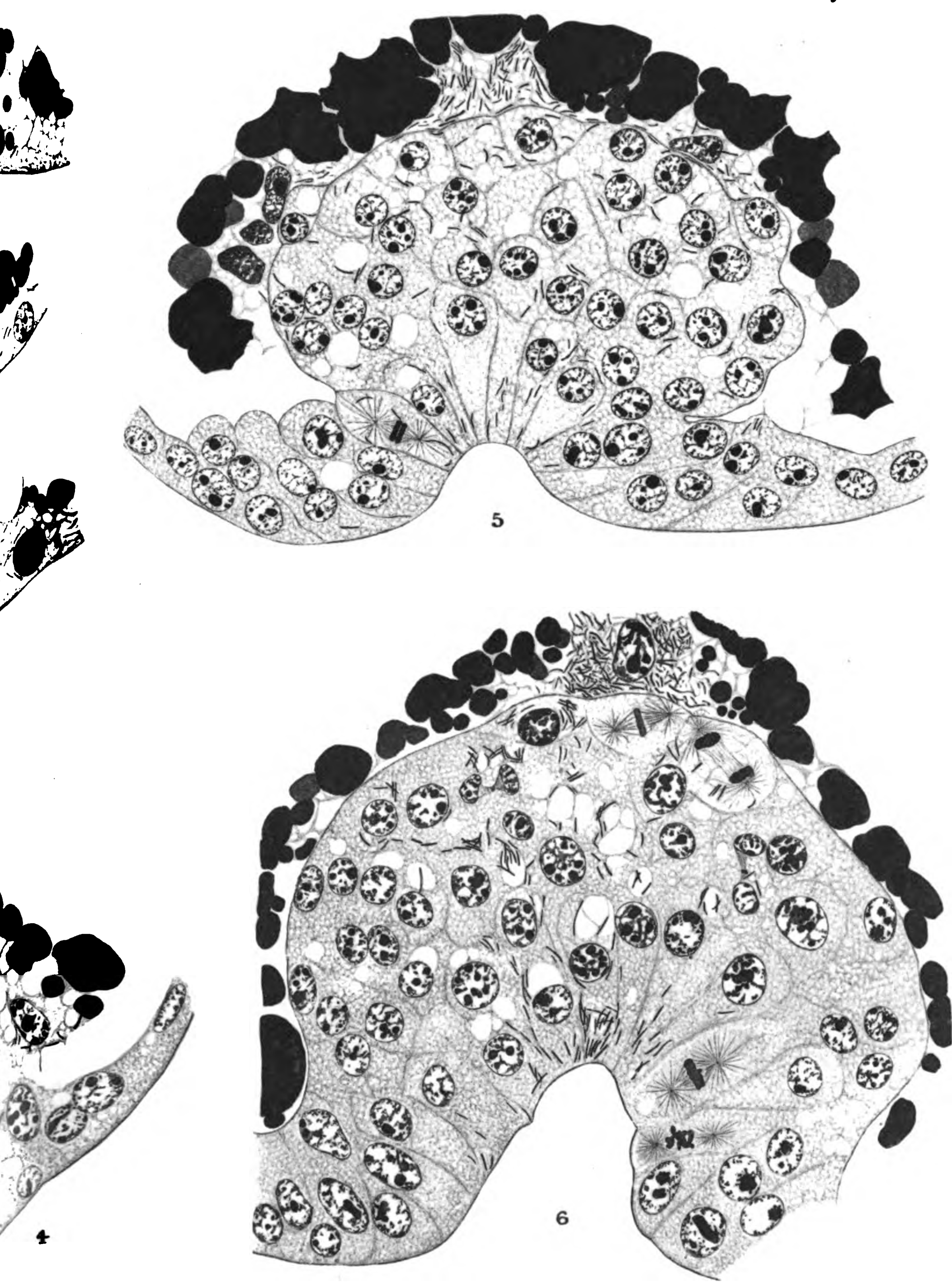
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

stav Fischer in Jena.



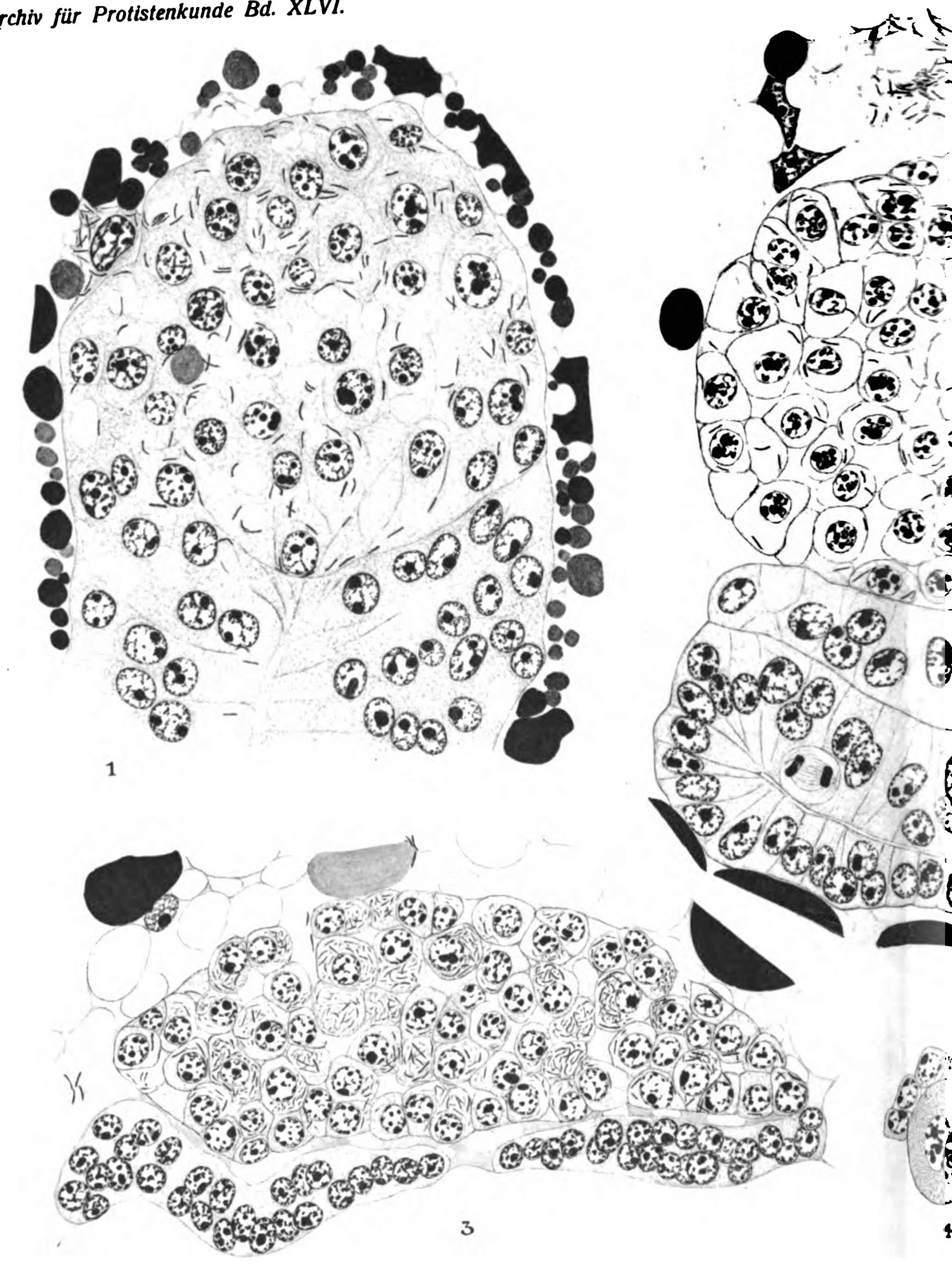
P. Buchner gez.

Verlag von Gustav Fisc



Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

stav Fischer in Jena.



P. Buchner gez.

Verlag von Gustav Fische

5

2

8

9

4

6

7

10

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

stav Fischer in Jena.

Untersuchungen über Chrysomonadinen.

III. Arten von *Chromulina* und *Ochromonas* aus dem badischen Schwarzwald und ihre Cystenbildung.

Von
F. Doflein (Breslau).

(Hierzu Tafel 15—21 und 5 Textfiguren.)

Da viele von mir in den Mooren des Schwarzwaldes gefundene Chrysomonadinen nicht mit irgendeiner von mir in der Literatur nachweisbaren Beschreibung übereinstimmen, so war ich genötigt, einer ganzen Reihe von Arten neue Namen zu geben. Ich muß dies an dieser Stelle mit einiger Ausführlichkeit in der Beschreibung der Arten wiederholen, nachdem ich die Namen mit kurzen Diagnosen im Zool. Anz. Bd. 53 1921 p. 153 veröffentlicht habe. Diese Diagnosen, welche ohne Abbildungen geblieben sind, würden vielleicht in ihrer Knappheit nicht zur klaren Unterscheidung der Arten genügen, wenn sie nicht in dieser Abhandlung durch zahlreiche Abbildungen und ausführliche Beschreibungen ergänzt würden. Außerdem ist in dieser und der nächsten Abhandlung noch eine Anzahl neuer Arten zur Beschreibung gelangt.

In der vorliegenden Abhandlung sollen ferner alle Beobachtungen an den einzelnen Arten beschrieben werden, welche sich auf deren Vorkommen, Lebensweise, Ernährung, auf ihren Bau, ihre Fortpflanzung und ihre endogene Cystenbildung beziehen. Im Anhang daran sollen dann die allgemeinen Schlüsse aus diesen Beobachtungen zusammengefaßt und einheitlich dargestellt werden.

So wird ein Kapitel über die endogene Cystenbildung diesen eigenartigen Vorgang nach Möglichkeit zu erklären suchen, und manche Baueigentümlichkeiten der Chrysomonadinen werden im Zusammenhang betrachtet werden.

I. Ordnung: *Chromulinales* Pascher.

I. Gattung: *Chromulina* Cienkowsky.

Ich teile vollkommen die Ansicht Pascher's, daß die Arten, welche zur Gattung *Chromulina* gerechnet werden, nicht notwendig zusammengehören, daß die Gattung in ihrer jetzigen Zusammensetzung unnatürlich und künstlich ist. Auch ich bin der Meinung, daß eine natürliche Gliederung sich erst durchführen lassen wird, wenn die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Arten erforscht ist. Ich möchte hinzufügen, wenn dazu der Zellbau der verschiedenen Formen und die Bildung der Cysten genau bekannt ist.

Dazu möchte ich in dieser Arbeit Beiträge liefern. Ich werde genötigt sein, eine Anzahl Arten neu zu benennen, hoffe aber, diese und einige schon länger beschriebene Formen festlegen zu können. Auch einige Bausteine zu einer Gliederung der vielgestaltigen Formen, welche jetzt in der Gattung *Chromulina* vereinigt werden, hoffe ich durch meine Bearbeitung zu liefern.

Zunächst möchte ich hervorheben, daß offenbar nicht alle Chromulinen einen drehrunden Querschnitt haben, sondern daß manche Formen abgeplattet sind. Ob das zur Aufstellung einer neuen Gattung genügt, möchte ich vorläufig dahingestellt sein lassen, da es sich um Arten handelt, die erst in wenig Stadien bekannt sind. Immerhin möchte ich auf diese Möglichkeit hinweisen.

Bei den wenigsten *Chromulina*-Arten fand ich zwei Chromatophoren. Auch wenn es bei lebenden Individuen den Anschein hatte, als seien zwei vorhanden, stellte sich heraus, daß im konservierten Präparat zwischen den außenliegenden umgebogenen Rändern, die durch die Verdoppelung dunkler erschienen, eine zartgefärbte Lamelle sich ausdehnte. Alle Chromulinenchromatophoren sind zarte, dünne Lamellen. Nur einmal fand ich in einem konservierten Präparat einer ruhenden *Chromulina* zwei deutlich voneinander getrennte Chromatophoren (Taf. 16 Fig. 5). (*Chromulina rotunda* n. sp.)

Alle Arten der Gattung *Chromulina*, deren Cystenbildung ich bisher studieren konnte, haben glattwandige kuglige Cysten mit relativ einfach gebautem Mündungstrichter. Soviel ich in der

Literatur nachweisen konnte, sind komplizierte, vor allem stacheltragende Cysten bei dieser Gattung nie beobachtet worden. Allerdings die von HOFENEDER beschriebene *Chromulina pascheri* hat schon einen etwas größeren und weiteren Mündungstrichter als die von mir studierten Arten. Somit ist es schwierig, in dieser Beziehung schon jetzt Gesetzmäßigkeiten aufzustellen.

1. *Chromulina freiburgensis* n. sp. (Taf. 15 Fig. 1—48).

Die *Chromulina*, welche ich hier genauer beschreiben will, stimmt, soweit ich nachweisen kann, mit keiner bisher beschriebenen Art überein. Am meisten ähnelt sie in Größe und Gestalt der *Chr. vagans* PASCHER aus dem Hirschberger Teich in Böhmen. Doch weicht sie von dieser durch das Fehlen eines Stigmas und die eigenartig variablen Umrisse des Chromatophors ab. Mit ihr übereinstimmend ist die Zweizahl der kontraktilen Vakuolen, die körperlange Geißel, die rasche Beweglichkeit und die rein holophytische Ernährung.

Chromulina freiburgensis trat in Kulturen aus dem Schwarzwald, aus Mooren, im Herbst 1915 (Oktober und November) in zahlreichen Exemplaren auf. Ihr Körper ist meist oval, oft langgestreckt, kann sich aber auch erheblich abrunden (Taf. 15 Fig. 1—10). Durch das einheitliche Chromatophor ist sie stark gelb gefärbt, wobei die Umschlagsränder wie bei vielen Chrysomonadinen dunkel, grünlich hervortreten. Wie bei vielen *Ochromonas*- und *Chromulina*-Arten ist der Nachweis der Einheitlichkeit des Chromatophors bei dieser Art auch nicht leicht. Besonders bei den Chromatophoren mit unregelmäßigem, gelappten Rand ist dies erschwert (Fig. 1—3, 4). Ich gebe eine Anzahl Bilder, welche die Einheitlichkeit sehr deutlich erkennen lassen (Fig. 7—10, 11—14). Sie war sowohl bei lebenden Individuen als auch ganz besonders klar in konservierten Präparaten zu erkennen.

Meist dehnt sich das Chromatophor an den Längsseiten des Körpers von vorn nach hinten und ist diesen entlang muldenförmig umgeschlagen. Bezeichnen wir die Seite, nach welcher die Chromatophorenränder umgeschlagen sind, als vordere — die Chromulinen liegen viel auf dieser Seite aufwärts im Wasser —, so bemerken wir an der Hinterseite eine beide Seitenteile verbindende Brücke. Sie kann bei den verschiedenen Individuen schmäler oder breiter sein. Ich habe einige Individuen zur Darstellung der Gestalt der Chromatophoren von vorn und hinten abgebildet (Fig. 11—14).

Die Ränder der nach vorn gerichteten Umschlagfalten des

Chromatophors sind gar nicht selten auffallend gelappt. Sie haben dann einen in Zipfel ausgebogenen Rand, der mir für die Art ganz besonders charakteristisch zu sein scheint (Taf. 15 Fig. 1, 2, 8, 15).

Die Länge von *Chromulina freiburgensis* habe ich von 9—15 μ gemessen, die meisten waren 10—12 μ lang, die Breite erreicht zwischen 6 und 9 μ, 7,5 μ war ein oft vorkommendes Mittelmaß.

Seltener sind kleine Individuen von 6—8 μ Länge und 3—4 μ Breite. In diesen hat das Chromatophor eine Länge von $2^1/_2$ μ und eine Breite von etwa 1 μ. Selbst bei solchen erreicht die Geißel eine Länge von 8—10 μ. Die Maße sind meist nach lebenden Individuen gegeben.

Die Umrisse des Organismus sind ziemlich konstant; amöboide Beweglichkeit außer in den die Cystenbildung vorbereitenden Stadien und bei der Teilung (Fig. 21) gering. Nahrungsvakuolen, welche auf gleichzeitige tierische Ernährung hinwiesen, habe ich bei der Art nie bemerkt.

Am Vorderende des Körpers liegen zwei kontraktile Vakuolen in der hellen Region vor dem Chromatophor, dicht hinter dem Geißelursprung. Die Vakuolen erreichen etwa die gleiche Größe bei stärkster Füllung und entladen sich kurz hintereinander, wobei die vordere vorangeht. Die Entleerung erfolgt von beiden direkt nach außen, so daß die eine nicht etwa ein Reservoir für die andere ist. Der Pulsationsrhythmus bei 21° C Zimmertemperatur wurde auf 12″ festgestellt.

Die Kontur von *Chromulina freiburgensis* ist vollkommen glatt, Körnchen wie bei anderen Arten ragen nicht über den Körperrand hervor.

Die einzige Geißel, welche in der Mitte des Vorderrandes aus einer kleinen Grube hervorragt, mißt 8—10 μ, ist also körperlang, ihre Dicke ist unter $^1/_{10}$ μ, also relativ gering und über die ganze Länge gleichmäßig; das Geißelende ist stumpf (Fig. 6).

Die Bewegung der Geißel, welche eine sehr lebhafte Schwimmbewegung der *Chromulina* vermittelt, findet auch bei festliegenden Individuen statt, welche sich wohl durch ein Sekret ankleben. Pseudopodien oder ähnliche Fortsätze, wie sie bei anderen Chrysomonadinen zu diesem Zwecke ausgestreckt werden, sah ich bei dieser Art nie.

Bei solchen festliegenden Individuen von *Chromulina freiburgensis* hat die sehr lebhafte Geißelbewegung ein Schütteln des Körpers am Ort zur Folge, auch Rotation ohne den Ort wesentlich zu ändern wird dadurch bewirkt.

Im Protoplasma von *Chromulina freiburgensis* sind eine Anzahl charakteristische Einschlüsse zu erkennen. Daß ein Stigma der Art fehlt, habe ich schon erwähnt. Leucosin ist, meist in kleineren Tropfen, auffallend wenig bei dieser Form ausgebildet. Nur bei den zur Encystierung sich vorbereitenden Individuen und in den Cysten selbst sind größere Leucosinkugeln am Hinterende enthalten (Fig. 23—25).

Fett ist ebenso stets in geringer Menge im Körper vorhanden. Bei Sudan III-Färbung oder Fixierung mit Osmiumgemischen lassen sich nur einzelne kleine Tropfen im Plasma nachweisen. Daß aber Fett auch bei dieser Art das Stoffwechselprodukt ist, wird durch die rotgelbe Färbung des Chromatophors bei Zusatz von Sudan III bewiesen.

Im Chromatophor war häufig ein stark lichtbrechender Körper enthalten; ob es ein Pyrenoid war oder ein Stoffwechselprodukt, konnte ich im Leben nicht entscheiden. Die konservierten Exemplare zeigen aber wohl einwandfrei die Pyrenoidnatur dieser Gebilde. Sehr häufig sind sie in der Zweizahl nachzuweisen und liegen dann an den Innenrändern des Chromatophors an der zentralen Mulde. Auffallend war ferner eine Vakuole am Hinterende, in der regelmäßig ein stark lichtbrechender Körper in Bewegung zu sehen war. Auf den Abbildungen der Fig. 2, 3, 7—10 ist er deutlich dargestellt. Über seine Natur kann ich mir keine Vorstellung machen.

Auffallend war bei *Chromulina* die Veränderung der Individuen im Laufe des Tages. Sie wuchsen am Tage heran. Durch Messungen ließ sich in einer Reihe von Fällen ein Anwachsen der Individuen im Laufe des Tages von morgens 8 oder 9 Uhr bis nachmittags $^1/_2$4 Uhr um etwa 2 μ feststellen. Hier scheint also das Wachstum mit dem Stoffwechsel im Licht zeitlich sehr eng verbunden zu sein.

Das Wachstum, öfter kontrolliert, war nicht etwa durch eine Gestaltänderung veranlaßt. Die Formänderung war ja bei der Art, wie ich oben schon erwähnte, nicht beträchtlich. Allerdings bei Reizungen durch taktile und chemische Einwirkungen zeigte sich ausgesprochene Tendenz zum Abkugeln. Aber im Gegensatz zu anderen Chrysomonadinen war die Art entschieden weniger empfindlich als andere Arten. Bei diesen war die Folge auch eines schwachen Reizes fast stets Abwurf der Geißeln und nicht selten Platzen des Körpers.

Solches kam bei *Chromulina freiburgensis* kaum vor, so daß auch bei den konservierten Präparaten die einzige Geißel sich sehr schön erkennen ließ. Ein Basalkorn, welches wohl sicher vorhanden ist,

konnte ich bei dieser Art weder im Leben noch im konservierten Präparat erkennen.

Der Kern, welcher einen Durchmesser von 1—2 μ besitzt, ist ein kugliges Bläschen mit zentral gelegenem Caryosom. Kernteilungen fand ich in meinem Material nicht vor, obwohl ich viele nächtliche Beobachtungen und Konservierungen vornahm.

Sehr schön ließ sich bei dieser Art die Cystenbildung in ihren Einzelheiten verfolgen. Die fertigen Cysten hatten einen Durchmesser von 7,5 μ, 8 μ, 9 μ bis 10,5 μ. Der in der Mündung steckende eigenartige Pfropfen maß im ganzen bis zu 3 μ, wovon 0,75—1 μ auf den Teil, der herausragt, 2 μ auf den Innenteil entfallen.

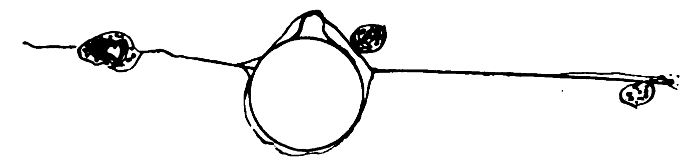
Die Cyste hat wie sonst bei den Chromulinen und Ochromonaden Kugelgestalt. Die Kieselhülle hat doppelte Kontur (Fig. 24 u. 25). Der Mündungsring ist klein und niedrig, gegenüber der Wand der Hülle kaum verdickt (Fig. 27 u. 28). In der runden Öffnung steckt bei der fertigen Cyste ein länglicher Pfropfen, auch aus Kieselsäure gebildet. Er ist sehr stark lichtbrechend, cylindrisch mit abgekugelten Enden. Aus der Mündung ragt er ein Stück hervor. Weiter ragt er nach innen in den Binnenraum der Cyste vor, wo er den Plasmakörper in einer tiefen Mulde eindrückt (Fig. 25, 27, 41—43). Die Außenwand der Cyste ist glatt, zeigt keinerlei Skulptur.

Sehr schön war bei dieser Art der Vorgang der endoplasmatischen Cystenbildung in seinen einzelnen Stadien zu verfolgen. Vor allem an den Dauerpräparaten waren viele Stadien ganz genau zu studieren.

Individuen, welche sich zur Encystierung vorbereiteten, lagen meist still an der Oberfläche oder an Gegenständen im Wasser. Sie hatten sich abgekugelt, die Geißel schlug zunächst noch (Fig. 22). Offenbar schieden auch sie in diesem Stadium schon eine durchsichtige Gallerte aus, wie wir das bei anderen Chrysomonadinen beschreiben werden. Bei *Chromulina freiburgensis* habe ich diesen Vorgang nicht im Leben verfolgt. Daß er auch hier als Vorbereitung zur Cystenbildung vorkommt, kann ich aus einigen konservierten Individuen erschließen. Da hatte diese glasige, zähflüssige Gallerte sich zum Teil vom Chrysomonadenkörper abgehoben, war an anderen Organismen hängen geblieben und von diesen zu einem Faden ausgezogen worden. Textfig. A stellt diesen Vorgang nach einem konservierten Präparat dar.

Im Leben erkennt man deutlich ein intensives Schlagen der kontraktilen Vakuolen und Entleerung der Flüssigkeit nach außen. Diese Vakuolen liegen wie im beweglichen Organismus am Vorder-

ende, welches auch im konservierten Objekt an der Lage des Kerns auch dann noch erkennbar ist, wenn die Geißel verschwunden ist. Bei der Encystierung von *Chromulina freiburgensis* sah ich keinen Abwurf der Geißel; ich nehme an, daß sie eingezogen und im Plasma gelöst wird.



Textfig. A. Gallerthülle der Cyste von *Chromulina freiburgensis* Dofl. mit ausgezogenen Gallertfäden, an denen Organismen hängen geblieben waren. Vergr. ca. 600.

Am abgekugelten Körper tritt nach einiger Zeit nun eine scharf einfach konturierte, zarte, kuglige Membran auf. Sie bildet sich zuerst am Hinterende. An konservierten Präparaten sieht man sie manchmal nur an diesem Ende ausgebildet. Allmählich setzt sie sich deutlich als Kugel von einem Hauptteil des Protoplasmas ab, wobei man am Vorderende immer noch die pulsierenden Vakuolen erkennt. Am Hinterende hat sich das Leucosin immer mehr zu einem großen Klumpen angesammelt (Fig. 23, 29, 30). Das Chromatophor nimmt eine meist symmetrische Form an und legt sich entsprechend der kuglig gewordenen Form der Zelle deren Rändern an. Die Pyrenoide treten auf konservierten Präparaten sehr deutlich hervor (Fig. 31, 33, 42).

Nun kommt der Moment, wo die Cystensubstanz sehr deutlich hervortritt. Sie läßt sich oft als klare Kugel rings um den Körper verfolgen. Aber sie muß noch weich sein und das gilt vor allem vom Vorderende, an welchem sich bald noch wesentliche Veränderungen vollziehen.

Hier ragt die Wand der Kugel kegelförmig vor. Man sieht die Kugel jedenfalls zur Zeit, in der ihre Substanz noch dünn und einfach konturiert erscheint, wo sie wahrscheinlich noch weich ist, ganz geschlossen. Sie umschließt dann wohl das ganze Protoplasma des Chromulinakörpers. Die Frage, wann und wie der Porus auftritt, wird später in der allgemeinen Zusammenfassung am Ende dieser Arbeit erörtert werden. Hier sei nur erwähnt, daß ich seine Bildung bei *Chromulina freiburgensis* nicht verfolgen konnte. Er fehlt in den Anfangsstadien und in den späteren war er plötzlich deutlich vorhanden. Auf dies kuglige Stadium folgt eine Phase,

in der die Region vor dem Kern kegelförmig vorragt. Vorher oder nachher ist Protoplasma aus der Schale herausgetreten und hat sich in größerer oder geringerer Ausdehnung über die Oberfläche der Cystenwand gelegt. In diesem Stadium pflegt die Cystenwand noch einfach konturiert zu sein (Fig. 23). Das extracystäre Protoplasma zeigt manchmal Ansätze zu Pseudopodienbildung. Es enthält einige Vakuolen und ich konnte feststellen, daß sich bei dieser Art unter ihnen eine oder zwei kontraktile Vakuolen befinden können.

Diese pumpen weiter Flüssigkeit aus dem Körper heraus, wodurch dessen Protoplasma dichter wird und sich zusammenzieht. Es muß oft schon in der dünnen, einkonturigen Cyste eine Abnahme der Plasmagröße stattfinden. Jedenfalls findet man im konservierten Präparat in solchen dünnwandigen Cysten schon stark verkleinerte Körper, welche den Cysteninnenraum nicht mehr ausfüllen.

Stets sind aber die Beziehungen des Protoplasmas zu dem Kernpol der Cyste gewahrt. Es ist die Region, in der sich nun die Mündung und Mündungsröhre der Cyste zu bilden beginnt. Um sie herum liegt ein kegelförmiger Hügel von Protoplasma (Fig. 32, 34—36, 38—40). Offenbar ist dieser Protoplasmakegel am Aufbau der Kieselstrukturen der Mündungsröhre beteiligt. Das extracystäre Protoplasma kann sich weit über die Wände der Cyste bis an ihren Gegenpol erstrecken. Darum erscheint es mir wahrscheinlich, daß dieses extracystäre Plasma am weiteren Aufbau der Kieselcyste beteiligt ist. Beim Austritt des extracystären Protoplasmas muß sich ein polarer Porus gebildet haben. Ich habe vielfach eine glatte, geschlossene Umrißlinie des ganzen vorragenden Mündungszapfens beobachtet.

Sie ist deutlich zu sehen auf den Fig. 38, 39 u. 40, ja in Fig. 46 zeigt sie sogar doppelte Kontour. Wenn dieser Mündungszapfen sich gebildet hat, wird die Cystenmembran doppelt, erreicht also eine gewisse Dicke. Da zu dieser Zeit die Außenwand der Cyste nicht immer von einem einheitlichen Überzug von Protoplasma bedeckt ist, so ist der Beweis für diese Art nicht definitiv geliefert, daß die Cystenbildung vollkommen intraplasmatisch erfolgt. Bei anderen Arten ist es einwandfrei gezeigt. Auch dient wohl für unsere Art als Beweis für das gleiche Geschehen der Rückzug des Plasmakörpers von der inneren Cystenwand im Zustand der dünnen, einkonturigen Beschaffenheit von ihr (Fig. 33, 34—36, 38); er kann also die Cyste nicht bilden oder verstärken.

Ich halte es allerdings für nicht ganz ausgeschlossen, daß manche der Cysten mit sehr verkleinertem Plasmainhalt pathologischen Vor-

gängen den Ursprung verdanken, eventuell Veränderungen bei der Konservierung. Allerdings erreicht in ganz fertigen Cysten sehr selten der Inhalt vollkommen die innere Cystenwand. Die erste dünne Cystenhaut hebt sich von der kugelförmigen Oberfläche des abgerundeten Chromulinenkörpers ab. Daß dieser als flüssiges Gebilde in ruhendem Zustand Kugelform angenommen hat, ist offenbar die mechanische Voraussetzung für die Entstehung der Grundform der Cyste. Die gleiche Gesetzmäßigkeit gilt ja auch für alle kugligen Cysten von Protisten.

Wenn die doppeltkonturierte Wand der Cyste entstanden ist, erhärtet sie offenbar sofort. Sie besteht aus Kieselsäure und hat eine ganz gleichmäßige Dicke, welche unter $^1/_2$ μ mißt.

Am längsten bleibt die Verbindung der Cystenwand mit dem Protoplasma der *Chromulina* in der Porusregion erhalten. Hier erstreckt sich ein Protoplasmafortsatz bis in den Kegel hinein (Fig. 34, 35, 36) und wenn der Porus ausgebildet ist, durch ihn hindurch (Fig. 47) nach außen.

Wie und aus welcher Quelle die eigenartige Umrahmung des Porus sich bildet, habe ich bisher nicht beobachten können. Als ich die seltsame Entstehungsweise der Chrysomonadinencysten genauer kennen lernte und im einzelnen verfolgte, stand mir kein lebendes Material mehr zur Verfügung.

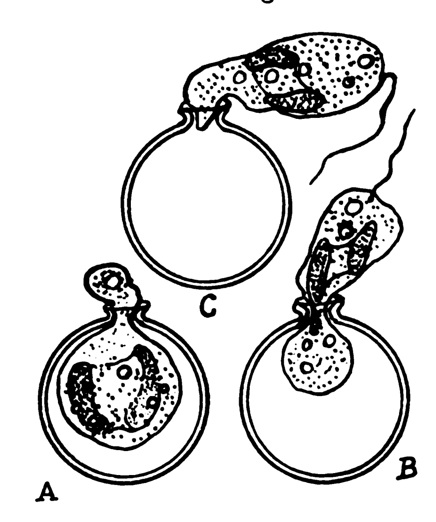
Jedenfalls lassen sich an den Präparaten verschiedene Phasen des Vorgangs beobachten; ebenso wie die Entstehung der Cystenwand scheint er plötzlich wie eine Kristallisation vor sich zu gehen.

Offenbar ist es die Substanz der kugelförmigen Vorstülpung, die z. B. bei dem Aufbau des Porusröhrchens verwandt wird, welches über den Porus herum cylinderförmig an der Außenseite der Cystenwand sich wie ein kleiner Kamin erhebt (Fig. 45.) Dabei muß allerdings auch Abbau, nicht nur Zuwachs erfolgt sein, das kann man aus Fig. 47 erschließen; hier ragt ein kugliger Plasmazapfen aus dem Porus hervor. Es ist möglich, daß dessen Wand den kleinen Cylinder ausscheidet.

Aber daneben hat dieser Zapfen noch eine weitere Protoplasmafunktion zu erfüllen. Noch aus ihm wird durch kontraktile Vakuolen Flüssigkeit entleert. Es ist verständlich, daß ein in einer Cyste mit so engem Porus eingeschlossener Protoplast die naheligende Möglichkeit, extracystär zu exzernieren, ausnützt.

Als Abschluß der Mündungsröhrenbildung entsteht ein Abschlußring, der wie ein Umschlagsrand das Ende der Röhre umgibt.

Damit ist aber der ganze Vorgang der Cystenbildung noch nicht zum Abschluß gebracht. Die Cyste bekommt noch einen Verschluß und zwar in Gestalt eines aus Kieselsäure bestehenden Pfropfens (Fig. 25 u. 27). Dieser muß offenbar von dem Protoplasmazapfen, der zum Schluß solange aus der Mündungsröhre hervorragt, gebildet werden.



Textfigur B. Ausschlüpfende *Chromulina freiburgensis* Dofl. in drei Stadien des Ausschlüpfens. Vergr. 800.

Wenn die Cyste fertig ist, bemerkt man meist keine Reste des Plasmaüberzugs mehr an ihrer Außenwand. Die Cysten sehen von außen auffallend glatt und sauber aus.

Beim Ausschlüpfen des Cysteninhalts nach der Ruhezeit muß der Propfen sich aus der Mündung lösen, ich habe diesen Vorgang nicht direkt beobachten können, wohl aber das Ausschlüpfen von Individuen aus dem geöffneten Porus. Ich gebe einige Textfiguren, bei denen der Vorgang des Ausschlüpfens in flüchtigen Skizzen festgehalten ist (Textfig. B).

2. *Chromulina ovaloïdes* n. sp. (Taf. 16 Fig. 1—4).

Ich nenne diese Art mit diesem Namen wegen ihrer großen Ähnlichkeit mit *Ch. ovalis* Klebs. Wie diese ist sie ellipsoid in der Form und zeigt an der Stelle der Geißelinsertion eine leichte Ausrandung, wie die Abbildung nach dem Leben erkennen läßt (Taf. 16 Fig. 4). Das Chromatophor ist muldenförmig meist mit deutlichen, stark hervortretenden Umschlagrändern. Es liegt im vorderen Teil des Körpers. Die Farbe ist leuchtend gelb. Ein Stigma ist nicht vorhanden. 1—2 Vakuolen am Vorderende habe ich verzeichnet. Der Kern, der im Leben wie bei der Klebs'chen Art undeutlich war, ist an den konservierten Exemplaren deutlich als Caryosomkern zu erkennen (Taf. 16 Fig. 1 u. 3).

Die Hautschicht ist glatt, wenn nicht ein Fetttropfen hier und da vorragt. Die Geißel ist nicht ganz körperlang. Die Bewegung war gleichmäßig pendelnd. Bei den von mir beobachteten Individuen fand ich nur rein holophytische Ernährung. Amöboide Be-

weglichkeit habe ich nicht bemerkt, was vielleicht durch die reiche pflanzliche Ernährung bedingt war. Der Körper enthielt im Hinterende große Leucosintropfen (Taf. 16 Fig. 4). Im Plasma fanden sich zahlreiche Fetttropfen, die bei den mit Osmium konservierten Individuen deutlich erhalten waren (Taf. 16 Fig. 1—3).

Die Form mißt 5—7 μ in der Länge, 4—5 μ in der Breite. Ein Teilungsstadium mit zwei schon in den Ruhezustand zurückgekehrten Kernen und zwei Geißeln ist Taf. 16 und Fig. 2 abgebildet.

Ich fand sie in einem Moortümpel bei Hinterzarten im Schwarzwald in größerer Menge im September 1915. Gezüchtet habe ich diese Art nicht.

Ich bin geneigt, eine kleine Form von einem anderen, dem ersteren nahe gelegenen Fundort mit *Ch. ovalis* zu identifizieren. Sie war konstant nur 3—5 μ lang, sonst der typischen Form vollkommen entsprechend. Bei ihr fand ich Cystenbildung. Die Cyste von einem Durchmesser von 5 μ ist kuglig und hat eine kurze, von einem Ring umrandete Mündungsröhre.

3. *Chromulina rotunda* n. sp. (Taf. 16 Fig. 5).

Diese Form, welche ich auch in Moortümpeln des südlichen Schwarzwalds nur vereinzelt fand, gehört offenbar in den Formenkreis von *Chromulina woroniniana* Fisch. Sie ist eine etwas größere Form mit einem gleichmäßen Durchmesser von 10—12 μ. Nach meinen Abbildungen ist sie scheibenförmig abgeplattet, würde sich also von den anderen Chromulinen in dieser Eigenschaft unterscheiden. Ich habe am lebenden Organismus nicht viel beobachtet. So habe ich kein Stigma und keine Vakuolen verzeichnet. Die Hautschicht ist glatt, der kreisförmige Umriß sehr konstant. Die Geißel ist mehr als körperlang, ziemlich dick und entspringt aus einem kräftigen Basalkorn (Taf. 16 Fig. 5).

Zwei muldenförmige Chromatophoren mit sehr regelmäßigem Umschlagsrand würden der Form eine besondere Stellung anweisen, wenn sie sich als konstantes Vorkommen erweisen (Taf. 16 Fig 5). Der Kern ist auffallend groß und zeigt um des Caryosom eine auffallend strukturierte Außenschicht; die Membran des Kerns ist sehr deutlich.

4. *Chromulina sphaerica* n. sp. (Taf. 16 Fig. 6—15).

Alle beobachteten Individuen dieser Art waren kuglig und hatten einen Durchmesser von 4—5 μ. Die Geißel ist auffallend

kurz, kaum $^3/_4$ körperlang. Sehr charakteristisch sind die relativ großen, breiten Chromatophoren. Ich vermute, daß die Art nur ein an den Rändern breit umgefaltetes Chromatophor besitzt. Doch konnte ich den Zusammenhang der beiden Hälften bei dieser Art nicht mit aller Sicherheit nachweisen. Sehr deutlich ist im gefärbten Präparat je ein Pyrenoid in jeder Chromatophorenhälfte (Taf. 16 Fig. 6 u. 7). Dies könnte für die Zweizahl der Chromatophoren sprechen, hätte ich nicht öfter in anderen Arten in einem ganz deutlich einheitlichen Chromatophor zwei Pyrenoide festgestellt, so z. B. in der anschließend beschriebenen *Chromulina minuta* n. sp.

Der Caryosomkern ist verhältnismäßig klein. Leucosinvakuolen und Fetttropfen waren nachweisbar.

Bei dieser Art konnte ich die Cysten und Stadien ihrer Bildung studieren, welche offenbar genau so vor sich geht, wie ich sie bei der größeren *Chromulina freiburgensis* in den Einzelheiten verfolgt habe. Auch hier handelt es sich um eine glatte kuglige Cyste, ohne Fortsätze auf der Oberfläche. Sie hat einen Durchmesser von 4 μ (Taf. 16 Fig. 8 u. 9). Das kurze Mündungsröhrchen besteht aus einem dünnwandigen Ring, in welchem ich selten einen Pfropfen wahrnahm. Seine Wände sind schräg, indem sie von innen nach außen bei den fertigen Cysten divergieren. Die endoplasmatische Entstehung der Cystenwand konnte in einzelnen Stadien verfolgt werden (Taf. 16 Fig. 11 u. 14). Die nachträgliche Entstehung des Mündungstrichters in einer besonderen extracystären Plasmaansammlung konnte auch bei dieser Art festgestellt werden (Fig. 14). Auch war hier der charakteristische Plasmazapfen vor Verschluß der Cyste zu beobachten (Fig. 15). Das endocystäre Plasma zeigte eine starke Verkleinerung und Rückzug von den Cystenwänden. Meist war der etwas verkleinerte Kern und das Chromatophor mit seinen Pyrenoiden deutlich zu erkennen.

5. *Chromulina minuta* n. sp. (Taf. 16 Fig. 16—22).

Dieser Art gebe ich nur mit Zögern einen besonderen Namen, denn sie gleicht in vielen Merkmalen der eben beschriebenen *Ch. sphaerica* außerordentlich. Doch sind einige Unterschiede unverkennbar. Einmal ist die Gestalt nicht ausgesprochen kuglig, sondern ellipsoid. Die Geißel ist länger, stets mindestens körperlang. Auch waren alle Individuen konstant knapp 3 μ lang. Das Chromatophor unterscheidet sich deulich durch den kleineren Umfang von dem von *Ch. sphaerica*. Es ist hier deutlich einheitlich, oft an den Rändern umgeschlagen (Taf. 16 Fig. 16, 17, 19). Auch hier sind zwei Pyrenoide deutlich erkennbar, die sich auch in den Cysten erkennen lassen.

Die Cysten haben ebenfalls nur einen Durchmesser von knapp 3 μ. Die Mündungsröhre ist hier auch ganz kurz und ausgesprochen cylindrisch mit parallelen Seitenwänden (Taf. 16 Fig. 18 u. 22). Auch bei dieser Art konnte ich einige der Bildungsstadien der Cysten beobachten. In Fig. 22 ist deutlich die dunkel gefärbte Plasmaverdichtung vor der Mündungsröhre zu erkennen, welche ich bei *Ochromonas* genauer untersuchen konnte.

Auch *Chromulina minuta* stammt aus Moortümpeln des Schwarzwalds bei Hinterzarten in etwa 1000 m Höhe.

6. *Chromulina vagans* Pascher (Taf. 16 Fig. 23 u. 24).

Die beiden aus einem konservierten Präparat stammenden Abbildungen 23 u. 24 der Taf. 16 glaube ich mit einiger Sicherheit auf diese Art zurückführen zu dürfen, welche damit für den Schwarzwald nachgewiesen wäre. Die längliche Gestalt, der zentral gelegene Kern, Form und Lage des einzigen Chromatophors, die körperlange Geißel sind Übereinstimmungen. Auch weisen die Merkmale auf holophytische Ernährung hin. Allerdings könnte die Vakuole am Vorderende des Individuums in Fig. 23 eine Aufnahmevakuole sein, die auf tierische Ernährung hinweise. Auch daß ich an den konservierten Individuen Stigma und Vakuolen nicht nachweisen konnte, macht die Bestimmung nicht zu einer absolut sicheren. Die Maße stimmen wieder gut, 12 μ Länge und 4—5 μ Breite.

7. *Chromulina nebulosa* Cienkowsky (Taf. 16 Fig. 28 u. 29).

Die beiden Abbildungen Fig. 28 u. 29 sind Skizzen nach dem Leben, die offenbar dieser Art entsprechen. Ich habe an ihr keine besonderen Beobachtungen gemacht. Sie sei nur als Beleg des Vorkommens im Schwarzwald verwähnt, wo sie in Moorgräben beobachtet wurde, während sie bisher aus Rußland und der Tatra bekannt ist.

8. *Chromulina magna* n. sp. (Taf. 16 Fig. 25).

Eine auffallend große Chromuline fand ich in wenig Exemplaren auch in Schwarzwaldmooren. Sie mißt 15—18 μ in der Länge, 8—10 μ in der Breite. Der Körper ist länglich, hinten abgerundet, vorn breit und eingekerbt. Die Art gehört zu den etwas abgeflachten Formen. Der im ersten Drittel des Körpers gelegene Kern ist ein Caryosomkern mit auffallend regelmäßiger Körnerstruktur im Außenkern. Das Chromatophor ist breit, muldenförmig. Die Geißel, etwas mehr als körperlang, entspringt in einem tiefliegenden, kug-

ligen Basalkorn. Fett und Leucosin nachgewiesen. Teilung und Cystenbildung noch unbekannt. Stigma nicht beobachtet.

9. *Chromulina zartensis* n. sp. (Taf. 16 Fig. 26 u. 27).

Es ist dies eine mittelgroße *Chromulina* von ovaler Gestalt vorn verbreitert, hinten zugespitzt oder rundlich zulaufend. Auch sie scheint etwas abgeflacht zu sein. Die Länge beträgt 6—10 μ. Das Vorderende ist deutlich eingebuchtet. Das Chromatophor plattenförmig, etwas spiralig gedreht, nimmt mehr als die Hälfte des Körpers ein. Der Kern, bläschenförmig mit Caryosom, liegt am Vorderende. Die Geißel ist $1^1/_2$mal so lang als der Körper. Sie entspringt aus zwei hintereinander gelegenen sehr deutlichen, kugligen Basalkörnern.

Leucosinvakuole im Hinterende und Fetttropfen vorhanden. Teilung und Cyste noch unbekannt. Fundort: Moorgräben bei dem Dorf Hinterzarten im Schwarzwald (Taf. 16 Fig. 26 u. 27).

10. *Chromulina elegans* n. sp. (Taf. 16 Fig. 40—44).

Diese kleine kuglige oder ovale Art zeigt in meinen Präparaten niemals Einkerbung am Vorderrande. Sie ist ziemlich metabolisch. Das Plasma ist von zahlreichen Fetttropfen erfüllt und zeigt am Hinterende einen großen Leucosintropfen. Die Geißel ist $^1/_2$—$^3/_4$ körperlang. Der Caryosomkern liegt im Vorderende. Die Art mißt 3—$3^1/_2$ μ. Ihre Cyste ist kuglig, mit glatter Oberfläche und hat eine sehr kurze Mündungsröhre (Fig. 44). Chromatophor der Art ist braungelb, sehr deutlich hervortretend, erfüllt fast den ganzen Körper und zeigt sehr deutliche Umschlagränder (Fig. 40 u. 41). Stigma nicht beobachtet.

11. *Chromulina dubia* n. sp. (Taf. 16 Fig. 45—47, 50—52).

Diese Art ähnelt in mancher Beziehung meiner oben beschriebenen *Chromulina minuta*, unterscheidet sich aber von ihr durch die konstant beträchtlichere Größe, die auch den Cysten zukommt. Sie unterscheidet sich aber außerdem durch das sehr große, gleichmäßig den Körper ausfüllende Chromatophor und die warzigen Vorsprünge der Oberfläche, welche mit einer Flüssigkeit erfüllt sind.

Darin gleicht sie der *Chromulina verrucosa* Klebs, mit der sie durch den Besitz einer Vakuole am Vorderrande übereinstimmt, auch das gleichzeitige Vorkommen holophytischer und animaler Ernährung wäre ein gemeinsames Merkmal. Sie unterscheidet sich von dieser Form mit gerade abgestutztem Vorderende durch das bei ihr gleichmäßig abgerundete, bei dem ich auch nie eine Einkerbung beobachtete.

Der Kern, Caryosomkern, liegt ganz vorn im Körper. Die Geißel ist kurz, kaum $^3/_4$ körperlang und wurzelt in einem deutlichen Basalkorn. Ein großer Leucosintropfen wird von dem stets sehr stark entwickelten Chromatophor umschlossen. Dieses ist muldenförmig und besitzt sehr breite Umschlagsränder (Fig. 45 u. 46). Zwei stark entwickelte, scharf hervortretende Pyrenoide liegen stets in symmetrischer Lage um die Mittelachse des Körpers in den breiten Umschlagsfalten des Chromatophors. Das Ectoplasma rings um das Chromatophor ist von Vakuolen in einer Lage besetzt, welche im Leben über die Oberfläche vorragen und das Bild von Warzen ergeben. Die Flüssigkeit, die sie erfüllte, löst sich bei der Konservierung, so daß in Präparaten die Vakuolen leer sind. Ein Stigma wurde nicht beobachtet.

Der kurz ovale Körper hat einen Längsdurchmesser von 4—6 μ. Auch die kuglige Cyste hat einen Durchmesser von 6 μ. Sie hat eine glatte Wand und eine kurze ringförmige Mündungsröhre, die kaum länger ist, als die Dicke der Cystenwand (Fig. 50 u. 51). Auch in den Cysten sind die Pyrenoide sehr deutlich. Moortümpel im Schwarzwald. Ich bin wohl berechtigt, die Abbildung 20 der Taf. 22 zur Art *Ch. dubia* zu rechnen, wenn auch auf dieser die randständigen Vakuolen fehlen. Aber die beiden Pyrenoide sind sehr charakteristisch. Eine wohlentwickelte Aufnahmevakuole am Vorderrande würde auf die Fähigkeit, geformte Nahrung aufzunehmen, hinweisen. Die Geißel ist allerdings sehr viel länger als bei den sämtlichen Individuen von *Ch. dubia* des anderen Präparats.

12. *Chromulina ovalis* Klebs (Taf. 17 Fig. 1 u. 2).

Mit großer Sicherheit glaube ich eine Form aus dem Schwarzwald mit der Klebs'schen Art identifizieren zu dürfen. Es ist eine etwas größere Art von ellipsoidischer Form mit schwacher Ausrandung des Vorderendes. Sie mißt 10—14 μ in der Länge, ist entsprechend 6—7 μ breit. Das gelbe Chromatophor ist muldenförmig mit deutlichen grünlichen Umschlagsrändern (Fig. 1 u. 2). Am Vorderende liegen 2 Vakuolen. Eine von ihnen ist kontraktil und setzt sich jedesmal nach der Kontraktion aus einer Gruppe kleiner Vakuolen zusammen (Taf. 22 Fig. 1 a). Ich konstatierte bei Zimmertemperatur, 16° C, eine Pulsationsfrequenz von 25 Sek. Fett und Leucosin wurden festgestellt. Die Geißel ist $1^1/_2$mal körperlang und wurzelt in einem kugligen Basalkorn. Der Caryosomkern liegt etwa in der Körpermitte.

Über das glatte Außenplasma ragen kleine Körnchen hervor und scheinen nach dem konservierten Präparat (Fig. 1) aus einem Pigment zu bestehen. Ein rotes Stigma am Vorderende ist vorhanden. Die beiden kleinen Individuen auf Taf. 16 Fig. 48 u. 49 deute ich als zwei aus der Teilung gerade hervorgegangene Chromulinen dieser Art.

13. *Chromulina grandis* n. sp. (Taf. 22 Fig. 10).

Eine besonders große *Chromulina*-Art habe ich nur einmal in wenig Exemplaren lebend beobachtet. Trotzdem genügt wohl die Beschreibung dieser charakteristischen Form, um sie jederzeit wieder zu erkennen. Sie hat eine Länge von 16—18 μ, ist vorn schmäler als hinten, an beiden Enden abgerundet. Die Geißel ist nur halbkörperlang. Der Körper ist reichlich mit Fett- und Leucosintropfen erfüllt. Am Vorderende findet sich eine Vakuole, ihr zur Seite eine Stigma von nicht ganz scharfen Umrissen. Das Chromatophor, im Vorderrande gelegen, ist stattlich; es hat Muldenform mit sehr schmalen Umschlagrändern. Moorgräben im Schwarzwald (Taf. 22 Fig. 10).

14. *Chromulina minima* n. sp. (Taf. 22 Fig. 14, 15 u. 16).

Diese sehr kleine, nur 2—3 μ Länge erreichende Art habe ich nur lebend beobachtet. Allerdings finden sich in meinen Präparaten mehrfach ähnlich aussehende Formen mit denselben Dimensionen, Ich kann aber keine von ihnen mit Sicherheit mit *Ch. minima* identifizieren, da ich von jenen Präparaten keine Skizzen nach dem Leben gemacht habe. *Ch. minima* hat ein nur im Leben erkennbares charakteristisches Merkmal, das ich sogleich beschreiben werde, das an konservierten Individuen nicht erkennbar ist.

Ch. minima hat ovoide Form mit leichter Einkerbung am Vorderende. In dieser sitzt die etwas mehr als körperlange Geißel. Am Vorderende ist eine Vakuole zu erkennen. Das Chromatophor ist muldenförmig mit deutlichen Umschlagrändern. Es nimmt gut $^4/_5$ der Körperlänge ein. Seine Färbung ist dunkel grüngelb. In der Mitte des Körpers liegen fast kristallinisch aussehende kantige dunkle Körperchen (Fig. 15a), die ein ganz regelmäßiges Vorkommen sind. Sie ähneln sehr den Einschlußkörpern in der als *Chrysamoeba* bezeichneten Chrysomonadine, welche in der vorigen Abhandlung dieser Serie beschrieben ist. Vielleicht gehört sie mit dieser in die gleiche Gruppe der Gattung *Chromulina*.

15. *Chromulina woroniniana* Fisch (Taf. 22 Fig. 21—25) (?).

Chromulina woroniniana Fisch, Zeitschr. f. wiss. Zool. v. 42...
" " Lemmermann, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, 3. Bd., Algen. 1910.
" " Pascher, A, Chrysomonaden aus dem Hirschberger Großteich, Leipzig, 1910, p. 15.

Ich versehe diese Bestimmung mit einem Fragezeichen, da ich von der Art keine Skizzen und Notizen auf Grund von Beobachtungen am Leben habe. Nach meinen Notizen gehören aber die zwei Zeichnungen nach Präparaten Fig. 24 und 25 zu den 3 nach dem Leben gezeichneten Cystenstadien der Fig. 21, 22 u. 23.

Wie diese Art ist die von mir beobachtete Form etwa 8—9 μ lang, 4—7 μ breit, oval bis elliptisch im Umriß, der aber infolge starker amöboider Beweglichkeit oft wechselt. Auch meine Form hat eine glatte Hautschicht. Das kleine Chromatophor war in der Gestalt recht unregelmäßig. Ein Stigma habe ich nicht verzeichnet. Über die kontraktilen Vakuolen auch keine Aufzeichnung. Die Geißel dürfte gut körperlang sein. Auch über die Bewegung habe ich keine Notiz. Fetttropfen und Leucosin waren vorhanden. Anzeichen von tierischer Ernährung habe ich nicht beobachtet; der amöboiden Beweglichkeit entsprechend dürfte sie wahrscheinlich vorkommen.

Von dieser Art habe ich die kuglige, glatte Cyste von etwa 5—6 μ Durchmesser beobachtet und in den Fig. 21—23 dargestellt. Fig. 23 stellt ein doppelt kontourirtes Stadium mit Öffnung dar, offenbar, da ohne Inhalt, in abgestorbenem Zustand. Die Fig. 21 u. 22 sind nach lebenden Cysten gezeichnet. In Fig. 22 erkennt man noch Reste der primären Hülle und des extracystären Protoplasmas. Ein Pfropfen ist in der hier etwas seitlich gesehenen Mündungsröhre deutlich zu erkennen. In Fig. 21 ist letztere als mäßig langer abgestumpfter Kegel erkennbar. In beiden Cysten war das Chromatophor nicht sichtbar, aber ihr Plasma war reichlich mit Fetttropfen und Leucosin angefüllt. Pascher hat die Art im Hirschberger Teich und offenbar an anderen Orten beobachtet; er bezeichnet sie als überall, aber vereinzelt, zerstreut vorkommend. Lemmermann, der sie offenbar in der Mark Brandenburg beobachtet hat, erwähnt: Ruhezellen ohne Halsfortsatz, an der Oberfläche des Wassers staubförmige Überzüge bildend. Damit sind offenbar nicht die Cysten gemeint, sondern ähnliche Erscheinungen wie sie bei *Ch. Rosanoffi* bekannt sind. Gefunden von mir in Moorgewässern des Schwarzwaldes. Jedenfalls scheint mir diese Art in die Gruppe der *Ch. woroniniana* zu gehören.

16. *Chromulina* sp. (Taf. 17 Fig. 10).

Nach diesem einzigen abgebildeten Individuum möchte ich der Art keinen neuen Namen geben, obwohl ich sie mit keiner benannten Art zu identifizieren vermag. Sie ist von ovoider Gestalt, hat eine dreiviertel körperlange Geißel, ferner ein gelbbraunes Chromatophor, welches mit seinen Umschlagfalten eine große Leucosinvakuole umfaßt. Zahlreiche Fetttropfen liegen im Plasma. Eine Vakuole im Vorderende. Seitliches, stabförmiges, stark rotes Stigma, das schief liegt. Länge des Individuums etwa 9—10 μ, Breite 7 μ. Moor bei Hinterzarten im Schwarzwald.

II. Gattung: *Pseudochromulina* nov. gen.

Eine der *chromulina*-ähnlichen Formen, für welche ich mich berechtigt glaube eine neue Gattung zu begründen, gleicht im freien Zustand durchaus einer *Chromulina*, während die Cyste durch ihren asymmetrischen Bau von den sonstigen mir bekannten Chrysomonadinencysten sich unterscheidet.

Die Gattung wäre folgendermaßen zu definieren: Chrysomonadinen von kugliger Gestalt, ziemlich amöboid, mit feinkörnigem Protoplasma. Zwei Vakuolen am Vorderende, die einzige Geißel kurz, etwa körperlang. Gelbes Chromatophor muldenförmig mit starken Umschlagrändern. Pyrenoid fehlt, ebenso Stigma. Caryosomkern in der Mitte des Körpers oder gegen das Geißelende liegend.

Cyste aus Kieselsäure gebildet von asymmetrischem Bau. Umriß ovoid mit am einen Ende in Form eines abgestumpften Kegels aufragender Mündungsröhre. Die einzige von mir bisher beobachtete Art ist:

1. *Pseudochromulina asymmetrica* n. sp. (Taf. 16 Fig. 32—39).

Kleine kuglige Form von 3—4 μ Durchmesser. Muldenförmiges Chromatophor gelb, die Hälfte des Körpers ausfüllend. Meist mit sehr deutlichen Umschlagsrändern. Geißel körperlang. Protoplasma fein granuliert. Fett enthaltend und wahrscheinlich auch Leucosin. Am Vorderende zwei Vakuolen. Kern mit Caryosom liegt in der Mitte des Körpers oder gegen das Vorderende hin. Teilung wurde beobachtet.

Die Cyste ist länglich ovoid gestaltet, mit sehr dünner, zarter, durchsichtiger Wand. Am Ende der Längsachse erhebt sich ein kurzer Kegel als Mündungsröhre, die am Ende gerade abgeschnitten ist (Fig. 35). Von der Seite gesehen ist der Querschnitt der Cyste kreisförmig. Die Längsachse der Cyste mißt 4 μ, der Querdurch-

messer ist 3 μ. Länge und Durchmesser der Mündungsröhre erreichen etwa 1 μ. Moortümpel bei Hinterzarten im Schwarzwald.

II. Ordnung: *Ochromonadales* Senn.

1. Gattung: *Ochromonas* Wyssotzki.

Die von mir beobachteten *Ochromonas*-Arten hatten alle zwei Geißeln, von denen die Hauptgeißel meist eine beträchtliche Länge besaß, die Nebengeißel stets viel kürzer war, meist kaum ein Viertel so lang als jene. Bei vielen Arten konnte ich die relative Dicke der Geißeln feststellen und ihr stumpfes Ende. Alle Arten hatten ferner das einfache Vakuolensystem, 1—2 kontraktile Vakuolen am Vorderende, welche für die niederen Chrysomonadinen charakteristisch sind.

Das Protoplasma war bei den meisten Formen leicht flüssig, selten einmal starrer. In solchem Fall war die Außenschicht von Vakuolen erfüllt, die meist Fett enthielten. Verdickungen an ihr kamen bei den von mir studierten Arten nicht vor.

Bei allen Arten fand ich nur ein Chromatophor; nur in Fällen von starker Überernährung, so bei *Ochromonas granularis* in Zuckerkulturen fand ich gelegentlich eine Verdoppelung des Chromatophors. Ich komme zu dem Schluß, daß ein Chromatophor für die meisten *Ochromonas*, wie ich das für *Chromulina* auch feststellte, das typische ist. Bei nur im Leben beobachteten Individuen kann leicht das Vorkommen von zwei Chromatophoren vorgetäuscht werden. Die Chromatophoren stellen meist dünne ovale Platten dar, welche an den Rändern umgefaltet sind, so daß sie als Ganzes muldenförmig erscheinen. Pyrenoide fand ich nur bei einzelnen Arten, nicht bei allen. Wie schon Pascher 1913 hervorhebt, sind die Chromatophoren bei manchen Formen in Reduktion.

Bei rein holophytischen Arten sind sie groß, füllen einen großen Teil des Körpers aus, reichen überall nahe bis an die Ränder des Protoplasmas. Bei den zahlreichen Formen, welche reichlich geformte Nahrung aufnehmen und in Nahrungsvakuolen verdauen, ist eine Verkleinerung der Chromatophoren oft deutlich zu erkennen.

Für *Ochromonas granularis* habe ich diese Tatsache verfolgt; dort konnte ich die Verkleinerung der Chromatophoren sogar experimentell erzielen. Ich züchtete auch chromatophorenlose Ochromonaden aus dieser Art.

So kann ich bestätigen, was zuerst Scherffel feststellte, daß die Arten von *Monas* farblos gewordene *Ochromonas*-Arten sind, also

Formen, welche die Chromatophoren verloren haben. Ich konnte den Verlust des Chromatophors durch Teilungshemmung, den ich für *Rhizochrysis* feststellte, auch bei *Ochromonas granularis* sehr wahrscheinlich machen. Auch konnte ich bei *Monas*-Arten die typischen Chrysomonadinencysten mit endogener Cystenbildung nachweisen. In einer anschließenden Arbeit werde ich meine Beobachtungen an den farblos gewordenen Chrysomonadinen darstellen.

Den Kern fand ich bei *Ochromonas granularis* als typischen Caryosomkern, konnte seine Teilung unter Tätigkeit des Caryosoms als Teilungsorgan, das Vorkommen der Normalzahl von zwei Chromosomen nachweisen. Stadien, die ich bei anderen Arten gelegentlich fand, zeigten mir, daß die Teilungsform, wie ich sie in der ersten Arbeit dieser Serie beschrieb, offenbar für alle *Ochromonas*-Arten typisch ist.

Pascher bezeichnet im 2. Heft der „Süßwasserflora" 1913 die Gattung *Ochromonas* analog zu *Chromulina* als eine völlig inhomogene Gattung, welche die isoliert lebenden nackten Ochromonaden umfaßt. „Genaue Klassifikation erst nach Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Cysten möglich." Dem stimme ich vollkommen bei.

Ein gewisser Fortschritt wird sich durch meine vorliegende Arbeit ergeben. So konnte ich z. B. bei den meisten *Ochromonas*-Arten, deren Cysten ich untersuchte, feststellen, daß sie im Gegensatz zu den glatten Cysten der Chromulinen mit Stacheln und ähnlichen Skulpturen auf der Oberfläche bedeckt sind und kompliziertere Mündungsgebilde besitzen. Vielleicht wird sich in diesen Cystenskulpturen mit der Zeit ein systematisch wichtiges Merkmal ergeben.

Allerdings konnte ich in der 1. Abhandlung dieser Reihe von Arbeiten über Chrysomonadinen bei *Ochromonas granularis* eine glattwandige Cyste beschreiben, welche vollkommen derjenigen einer *Chromulina* gleicht.

Gerade bei *Ochromonas* konnte ich die Entwicklungsgeschichte der Cysten genauer verfolgen, so daß durch diese meine Arbeit ein wichtiges Kapitel der Naturgeschichte der Chrysomonadinen eine ziemlich weitgehende Aufklärung erfährt. Die Einzeldarstellungen finden sich hier schon bei der Beschreibung der Arten; eine allgemeine Erörterung der Gesetzmäßigkeiten des Baues ist unten in einem besonderen Kapitel gegeben.

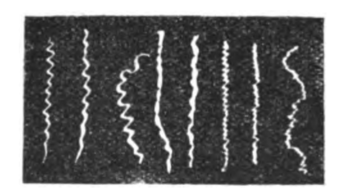
1. *Ochromonas fragilis* n. sp. (Taf. 18 Fig. 1—49).

Mit anderen *Ochromonas*-Arten teilt diese Form die Eigentümlichkeit auf Reize ihre Geißeln abzuwerfen, die Körper stark zu

kontrahieren und dabei einen Teil seines Inhalts und vor allem die Öltropfen auszustoßen. Das Auflegen eines Deckglases auf einen Tropfen voll Individuen dieser Art genügt, um eine Katastrophe herbeizuführen; in der Gesamtheit explodieren sie geradezu.

Legt man das Deckglas sanft auf, so gelingt es, sie eine Zeitlang lebend zu erhalten. Beginnt bei Verdunstung des Wasser- das Deckglas zu drücken, so erfolgt zunächst eine amöboide Veränderung des Körperumrisses. Alle Geißeln werden abgeworfen. Das relativ wenig flüssige Protoplasma platzt. Die feinen Fetttröpfchen treten aus.

Ähnlich wirken andere Reize, so Licht- und Wärmewirkung, z. B. Untersuchung bei einer Nernstlampe oder bei Dunkelfeldbeleuchtung. Auch Zusatz schwacher Reagentien, wie verdünnter Osmiumsäure hat den gleichen Erfolg. Es war ein merkwürdiger Anblick, vor meinen Augen ein Tier nach dem anderen platzen und das Wasser sich mit den abgeworfenen Geißeln füllen zu sehen. Auch die Fetttropfen schwimmen im Wasser, schweben unter Zitterbewegungen umher, bis alles an die Oberfläche steigt und dort ruhig liegen bleibt (vgl. Taf. 18 Fig. 17). Die abgeworfenen Geißeln zeigen bei Beleuchtung mit dem Zeiss'schen Paraboloidkondensor im Dunkelfeld eine deutliche, zum Teil sehr enge spiralige Drehung. Manchmal hat man sogar den Eindruck einer Querstreifung. Ich bilde das sehr eigenartige Aussehen solcher abgelöster Geißeln in der Textfig. C ab. Es ist offenbar ein extremer Kontraktionszustand, in dem sie sich befinden. Ein genaueres Studium gerade dieser Geißeln könnte zu interessanten Ergebnissen über ihre Substanz und Funktion führen.



Textfigur C. Abgeworfene Geißeln im Dunkelfeld.

Die Art sieht ganz verschieden aus, in normalem, länglich ovalen, in kuglig zusammengezogenem und in langgestrecktem, ausgedehntem Zustand; letzteren nimmt sie ganz besonders gern abends an. Abgekugelte Individuen messen 9—16 μ in der Länge, 10—12 in der Breite.

Ochromonas fragilis hat einen kugligen bis länglich ovalen Körper, in welchem ein, meist muldenförmiges, Chromatophor von ausgesprochen gelber Farbe liegt (Taf. 18 Fig. 1). Am Vorderende entspringen in einer Einkerbung des Vorderrandes die beiden Geißeln, von denen die längere mehr als körperlang und meist schon im Leben gut sichtbar ist. Die kleine Geißel ist meist im Leben kaum wahrzunehmen. Bei der Ablösung und nach sorgfältiger Konser-

vierung sind beide gut zu erkennen, auch durch Zusatz einer Lösung von Neutralrot kann man sie sichtbar machen (Fig. 1—5 nach dem Leben, Fig. 6—10, 12—16 nach konservierten Präparaten).

An der Basis der Geißeln ist ein Basalkörper gut zu erkennen, der kugel-, stabförmig oder oval sein kann und von dem allerhand stabförmige, auch plattenähnliche Gebilde ausgehen können (Fig. 9, 13, 14). Oft umgibt, zwischen ihm und dem Kern ausgehend, den letzteren eine sehr dichte Protoplasmazone (Fig. 15).

Die kontraktile Vakuole liegt am Vorderende. Das Protoplasma ist von enormen Mengen kleiner Fetttropfen erfüllt, die bei Behandlung mit Sudan III sehr stark hervortreten (Fig. 18—21), mit Osmium schwärzen sie sich. Mächtige Ballen von Leucosin sind im Körper enthalten und vor allen in den Teilungsstadien der Fig. 5a—g mit ihrer starken Lichtbrechung gut zu erkennen. Auch Volutin ist reichlich vorhanden.

Das Leucosin verschwindet wie das Fett bei Zusatz von Jodalkohol aus dem Körper des Tieres, löst sich aber nicht etwa, sondern schwimmt im Jodalkohol in ganz ungefärbten, durchsichtigen, rundlichen, vielfach auch polygonal abgegrenzten Stücken umher. Letzteres deutet auf eine sehr zähflüssige Beschaffenheit hin (vgl. Taf. 18 Fig. 5a—g). Auch treten in diesen Körpern Vakuolen auf.

Der Körper der *Ochromonas fragilis* zeigt eine deutliche amöboide Beweglichkeit; solche Pseudopodien wie Fig. 2 der Taf. 18 sie zeigt, sind nicht selten. Oft schmiegen sie sich an Fremdkörpern, so an Diatomeen mit amöboider Beweglichkeit an (Fig. 11). Aufnahme von geformter Nahrung ist bei der Art nicht selten zu beobachten. Soweit ich feststellen konnte, beschränkt sie sich auf Bakterien und andere kleine Gebilde. Meist geht sie durch eine Aufnahmevakuole vor sich, was ich öfter verfolgen konnte und in Fig. 3a—d zur Darstellung bringe. Es wird eine große Blase gebildet, in welche der Gegenstand ganz plötzlich aufgenommen wird. Die Vakuole gleitet ins Innere des Protoplasmas, das sie seitlich allmählich umfaßt.

Bei der Teilung zeigt sich das Plasma dünnflüssiger als bei den ruhenden Individuen. Letztere können ihr Aussehen sehr ändern, je nachdem sie kuglig zusammengezogen sind, die normale ovale Gestalt oder einen länglichen, gestreckten Umriß annehmen. Während sie tagsüber meist zusammengezogen waren, traten besonders abends die länglichen beweglichen Individuen auf.

Teilung beobachtete ich öfter im Juli 1915. Die in Fig. 5a—g dargestellte Teilung fand morgens 8^h 45′ am 29/7 statt; die Morgen-

zeit war bei den Chrysomonadinen eine große Ausnahme für Teilungsvorgänge. Der abgebildete Vorgang vollzog sich in 6 Minuten, so daß die gesamte Teilung wohl 10—15 Minuten gedauert haben mag. Auffallend war die Weichheit des Protoplasmas, welches sich zum Schluß der Teilung in einen langen dünnen Faden auszog. Nach vollendeter Durchteilung lagen die entstandenen Tochterindividuen noch etwa 10 Minuten unter zitternden Bewegungen am Fleck.

Sehr merkwürdig waren die in den Figuren genau aufgezeichneten Verlagerungen und Zahländerungen der Leucosintropfen. Sie deuten auf einen Verbrauch und Wanderung dieser Substanz während des Teilungsvorgangs hin.

Auch bei dieser Form konnte ich die Cystenbildung vollkommen verfolgen. Gerade bei dieser Art waren viele interessante Phasen festzustellen.

Auch sie wird bei der Abkugelung des Körpers geißellos (Fig. 26). Noch im einschichtigen Zustand der Cystenwand bildet sich der dann ebensfalls einschichtige Mündungskegel (Fig. 27). Bei dieser Art fand ich die erste Andeutung, daß der Porus im Mündungskegel nicht von vornherein erhalten bleibt, sondern sich sekundär bildet. Fig. 27 zeigt an der Spitze des noch geschlossenen Mündungskegels eine feine Linie, welche die Ablösung der Kuppe andeutet. Dem entspricht in Fig. 28 der Durchtritt dunkelgefärbter Bestandteile des Innenplasmas, vielleicht von Teilen des Chromatophors, die ich gelegentlich auch im Leben vorragen sah (Fig. 23).

Auch hier läßt sich eine ectocystäre Protoplasmalage feststellen, welche oft die ganze Cystenanlage umgibt und vor allem am Vorderende stark sich ausbreitet. In ihr sind reichlich Fetttropfen enthalten. Auch hier konnte ich mehrere lebhaft pulsierende kontraktile Vakuolen im ectocystären Plasma feststellen (Fig. 23). Aus den sehr fettreichen in der Bildung begriffenen Cysten sah ich nicht selten große Fetttropfen hervortreten. Meist waren es kleine Tropfen, die sich erst außerhalb der Cyste zusammenballten (Fig. 24 u. 25).

Gerade bei dieser Art gelang es mir gute Präparate der Cysten mit Giemsafärbung herzustellen, bei denen sich die Außenhülle gut erhielt und studieren ließ. Die radiären Pünktchenreihen, wie ich sie bei *Ochromonas crenata* unten beschreiben werde, waren hier nicht zu sehen. Dagegen war auch hier die breite klare Schicht der Außenhülle zu sehen, von der sich oft lange Fäden zu benachbarten Cysten oder anderen Gegenständen hinzogen. Bemerkenswert war auch hier die stark rote Färbung der äußersten Schicht, die teils aus Körnchen, teils aus Fäden und Stäbchen gebildet erschien.

Besonders eigenartig war aber die rote Färbung einer Substanz, welche sich an den Mündungspol der Cyste dicht anlegte und in die Mündungsröhre vielfach tief hineinreichte. Sie war oft ganz homogen, manchmal zeigte sie in der hellroten Grundsubstanz dunkelrote Körner (Taf. 18 Fig. 39 u. 40). Ähnliche Bilder fanden sich auch in Eisenhämatoxylinpräparaten dieser Art (Fig. 31, 33 b u. c).

Auch hier wurde nach der raschen Entstehung der einkonturigen, dünnen Cystenwand und des Mündungskegels an dem Mündungstrichter und an der Außenwand der Cyste weiter gebaut. Zuerst wurde die Cystenwand fest und bekam die doppelte Kontur (Fig. 30). Oft schon vorher hatte das Mündungsrohr weitere Strukturierung erfahren und war auch dicker geworden (Fig. 29). Es zeigte sich auch hier die Anlage von 1—2 Ringen aus Kieselsäure um das Mündungsrohr (Fig. 31, Fig. 32, ferner 33 a, b u. c). Von diesen Ringen aus bildete sich auch hier der eigentliche Kelch. In einigen Fällen fand ich bei dieser Art Andeutungen von Pfropfenbildung in der Mündung (Fig. 30 u. 31). Der Kelch erreichte auch hier einen beträchtlichen Umfang und Weite seines äußeren Endes.

Auch bei dieser Art war die Randbildung oft ungleichmäßig. Selten war ein ganz glatter Rand (Fig. 33 u. 34). Meist war er wellig gebogen (in Fig. 32 von oben, in Fig. 36 von der Seite gesehen). Manchmal war er umgefaltet (Fig. 37 u. 38).

Besonders eingehend konnte man bei *Ochromonas fragilis* die Bildung der Cystenstacheln verfolgen. Sie traten in den ersten Anfängen auf, als die Bildung des Mündungstrichters schon weit vorgeschritten war. Die Fig. 32 und 33 zeigen die ersten Anfänge in stark lichtbrechenden Spitzchen, die kaum über die Oberfläche der Cyste vorragen.

In diesem Stadium ist stets noch deutlich ein extracystäres Plasma zu erkennen. Dann wachsen die Stacheln weiter zunächst mehr oder weniger zugespitzt (Fig. 34 u. 35). Dann beginnen sie sich am Ende zu gabeln und so entsteht endlich das für diese Art charakteristische Cystenbild.

Die Maße der Cyste von *Ochromonas fragilis* sind:

Längsdurchmesser einschließl. der Mündungsröhre 14, 15—18 μ,
Querdurchmesser der Cyste 12—15 μ,
Länge der Mündungsröhre ohne Trichter 1,5 μ,
Querdurchmesser der Mündungsröhre ohne Trichter 2 μ,
Länge des Mündungstrichters 3 μ,
Äußerster Querdurchmesser des Mündungstrichters 2 $^1/_2$ μ,
Stachellänge 2 μ, Stacheldicke 1,5—2 μ.

2. *Ochromonas crenata* KLEBS (?) (Taf. 19 Fig. 1—51).

Eine weitere Form aus dem Schwarzwald möchte ich mit dieser von KLEBS beschriebenen, seither nicht mehr erwähnten Art identifizieren, obwohl ich an ihr nicht alle von ihrem Autor festgestellten Eigenschaften nachweisen konnte. Leider gehört die Art zu den Formen, welche ich im Leben und freiem Zustand nur wenig studiert habe. Auch habe ich an ihr keine Reaktionen zur Klärung der chemischen Zusammensetzung ihrer Stoffwechselprodukte ausgeführt.

Die von mir studierte Form ist kuglig (Fig. 1), doch kommen auch länglich ovale Formen vor, welche dann vorn abgestutzt und an der Geiselinsertionsstelle leicht ausgerandet sind (Fig. 3 u. 4). In der Hautschicht finden sich vorragende Bläschen, welche entsprechend den Beobachtungen von SCHERFFEL an anderen *Ochromonas*-Arten, wie PASCHER richtig vermutete, Vakuolen sind. Das tritt nicht nur an meiner Abbildung nach dem Leben (Fig. 1), sondern besonders an den konservierten Präparaten der Fig. 5—8 klar hervor. Aus den Erfahrungen an den Cysten darf ich wohl schließen, daß die Vakuolen zum Teil mit Fett erfüllt waren, was die starke Lichtbrechung ihres Inhalts bedingt. Die Form enthält ein Chromatophor, das groß schüsselförmig ist und die eine Seite des Körpers vollkommen bedeckt. Es kann vielfach gefaltet sein. Die kontraktile Vakuole liegt vorn. Die Hauptgeißel ist fast doppelt körperlang, die Nebengeißel auffallend kurz, beide ziemlich dick und stumpf (Fig. 3). Ich maß an konservierten Exemplaren Durchmesser (Längs-) von 10—12 μ, in der Breite 8—9 μ, der Kern hatte einen Durchmesser von 1,5 μ.

In den Maßen finde ich die ersten Abweichungen von der Beschreibung von KLEBS, der 14—20 μ Länge angibt. Ich glaube, ich brauche darauf keinen allzugroßen Wert zu legen, da nach meinen Erfahrungen die *Ochromonas*-Arten in der Größe sehr variieren.

Weitere Abweichungen von der KLEBS'schen Beschreibung sind 1. daß meine farbige Abbildung kein Stigma enthält und meine Notizen auch kein solches erwähnen. Doch schreibt selbst KLEBS „der Augenfleck ist sehr klein und undeutlich". Und 2. konnte ich jene Gallertfäden nicht beobachten, welche KLEBS ausführlich beschreibt und offenbar für die Art besonders charakteristisch hält.

Trotzdem halte ich es für richtig meiner Art den KLEBS'schen Namen beizulegen, um die Literatur nicht mit Namen zu belasten, die sich eventuell später als Ballast der Synonymik erweisen können.

Besonders eingehend konnte ich bei *Ochromonas crenata* die Bildung der Cyste studieren. Über den Bau der Art kann ich

noch erwähnen, daß ich gelegentlich in dem Chromatophor ein oder zwei Pyrenoide antraf. Außer Fett enthält der Körper reichlich Leucosin.

Dies tritt vor allem in den cystenbildenden Individuen hervor, in denen die weißglänzenden Leucosinkugeln das ganze Gebilde weißlich, silberglänzend machen (Fig. 10).

Ganz enorm war bei dieser Art die Fettbildung vor und während der Bildung der Cysten. Die ganze Kultur sah zu dieser Zeit fettig aus, die austretenden Fettropfen stiegen an die Oberfläche des Kulturwassers und breiteten sich da zu einer glänzenden Fläche aus. Auch oben im Schwarzwald sah ich nicht selten die Moorgräben und Moortümpel von einer goldglänzenden Fettschicht überzogen, wenn sie reichlich Chrysomonadinen enthielten. Ich möchte hervorheben, daß das nicht auf einer Verwechslung mit der mir wohlbekannten *Chromulina Rosanoffii* (Bütschli) beruhte; der von dieser erzeugte zarte Goldhauch auf der Wasserfläche unterscheidet sich wesentlich von den derben Fettflecken auf den Moortümpeln.

Es dürfte wohl ein ganz besonderer Fall im Organismenreich sein, daß eine Art Fett in solchem Übermaß produziert wird, daß dies aus dem Körper austritt und in der Umgebung des Tieres sich ausbreitet. Bei *Ochromonas crenata* konnte ich nun die Vorstufen der Cystenbildung, welche mir bei den anderen Chrysomonadinen entgangen waren, genauer studieren.

Um die sich abkugelnden Ochromonaden wurde eine breite Schicht einer klaren, durchsichtigen Gallertmasse ausgeschieden. Diese Gallerthülle war mir bei anderen Arten infolge ihrer glasartigen Durchsichtigkeit entgangen. Hier war sie durch Ankleben von Bakterien und Algen an ihrer Außenwand sehr deutlich (Fig. 11). Noch deutlicher konnte ich sie durch Zusatz einer schwachen Lösung von Gentianaviolett machen. Dann trat sie auch schon an ruhig liegenden Individuen auf, welche noch nicht abgekugelt waren und deren Geißeln noch schlugen (Fig. 11). Diese Masse erschien auch nach Behandlung mit Farbstoff in der Hauptsache einheitlich, zeigte nur in Verdichtungen, die sich konzentrisch um den Körper legten, die Anzeichen einer periodischen Ablagerung (Fig. 13). Die Substanz war klebrig. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin war sie in den Präparaten meist ganz unsichtbar. Dagegen zeigte sie in einem mit Giemsa gefärbten Präparat eine ganz eigenartige radiäre Struktur (Fig. 14). Wie die Oberfläche der Gallerthülle, zeigten in diesem Präparat die noch einfache Cystenhülle und die Region der Mündungsanlage typisch rote Färbung. Dazu kommen in der gleichen Farbe

scharf hervortretend granulierte radiäre Streifen, welche von der Cystenanlage zur Oberfläche der Gallerthülle ausstrahlten (Fig. 14).

Nach Lage und Richtung dieser Körnchenstreifen mußte man unwillkürlich an eine Beziehung zu den später auftretenden Stacheln der Cystenwand denken.

In diesem Zustand konzentriert sich das Leucosin immer mehr zu einer weißglänzenden einheitlichen Kugel im Körper der abgekugelten *Ochromonas* (Fig. 2, 9, 12). In den konservierten Präparaten sieht man an der entsprechenden Stelle eine leere Vakuole, da das Leucosin vollkommen gelöst ist (Fig. 4—6). Während im Anfang der Cystenbildung das Chromatophor noch deutlich gelb hervorleuchtet (Fig. 9 u. 13), verschwindet es im Verlauf der Vollendung der Cystenbildung immer mehr. Die fertigen Cysten sind leuchtend weiß. Daß aber das Chromatophor deswegen nicht verschwunden ist, zeigen die Bilder in den konservierten mit Eisenhämatoxylin gefärbten Cysten. Aber sie sind schließlich in den lebenden Cysten ganz farblos geworden.

Noch auffallender ist aber die Fettbildung, wie ich vorhin schon hervorhob. Ich will hier die Fettreaktionen für die entstehenden und fertigen Cysten im Zusammenhang schildern. Bei den abgekugelten Individuen sind die Fetttropfen im Körper sehr groß und massenhaft. Ja es treten sogar solche aus dem Körper heraus, liegen ihm äußerlich an oder rings um ihn herum. Konserviert man solches Material mit 4proz. Formalin und färbt dann mit Sudan III, so bekommt man ein grell orangegelb gefärbtes Präparat. Die roten Tropfen liegen zum Teil im Innenplasma des abgekugelten Körpers, zum Teil in dem außerhalb der Cystenanlage liegenden ectocystären Plasma. Die Fig. 16, 19 zeigen die Massenentwicklung von Fett sehr deutlich. Vor allem die Chromatophoren färben sich auch allmählich mit der Sudanfarbe. Bei längerem Einwirken der Sudanfarbe auf die Cysten fließen die kleinen Fettkugeln immer mehr zu größeren zusammen, schließlich sind nur wenige ganz große Kugeln vorhanden. Offenbar hat die Sudanbeimischung einen Einfluß auf die Oberflächenspannung der Kugeln.

Bei den geschlossenen Cysten ist die Fettreaktion blasser, aber immer noch deutlich (Fig. 18). Ganz die entsprechenden Reaktionen verfolgte ich bei Osmiumbehandlung.

Ähnlich wie bei *Chromulina freiburgensis* konnte ich, hier aber noch mehr in die Einzelheiten dringend, die Fertigstellung der Kieselsäurecysten studieren. Auch hier trat zuerst eine einfach kon-

turierte Hülle von kugliger Gestalt um die *Ochromonas* auf. Die Geißeln verschwanden, im Innern des Körpers war alles unverändert.

Auch bei dieser Art war die neugebildete Hülle zunächst noch weich und deformierbar. Bald aber wurde sie hart und zeigte dann doppelte Konturen, welche eine Dicke ihrer Substanz erkennen ließen, die einen Bruchteil eines μ, $^1/_2-^2/_3$ μ, erreichte. Manchmal wurde die Cystensubstanz, also eine Form oder Verbindung von Kieselsäure, im Überschuß erzeugt, und lag dann in stark lichtbrechenden Kugeln in der Cyste (Fig. 23). Dies ist wohl ein Beweis für die flüssige Ausscheidung der Substanz, aus der die Kieselhülle entsteht.

In diesen Stadien war es meist unmöglich, an der Cyste einen polaren Unterschied zu bemerken oder einen Porus irgendwo zu entdecken. Daß aber die Region des Körpers, in welcher der Kern liegt, wo früher die Geißeln entsprangen, bei der Cystenbildung eine besondere Rolle zu spielen hat, zeigt sich schon daran, daß sich hier eine Lage von Protoplasma außen um die neugebildete Hülle legt. Dieses extracystäre Plasma liegt stets an dem Ende der Cyste, welche der Kernregion entspricht. Wir wollen von jetzt ab dies das obere Ende der Cyste nennen. Das extracystäre Plasma legt sich von diesem oberen Ende oft weit um die Cystenkugel herum, kann sie sogar vollkommen umfassen. In der Regel sieht man dies extracystäre Plasma allmählich abnehmen, um schließlich nur einen kleinen Klumpen am Cystenporus zu bilden und schließlich ganz zu verschwinden. Die Cystenbildung vollzieht sich innerhalb der oben beschriebenen gallertigen Hülle. Man sieht sie oft noch die fertige Cyste umgeben (Fig. 15 u. 33).

Ein Problem stellt die Bildung des Cystenporus dar. Ich habe an vielen frisch gebildeten Cysten, lebenden und konservierten, vergeblich nach einer Spur von einem solchen gesucht. Ich fand stets eine gleichmäßige Hülle um den Ochromonadenkörper und habe auch bei doppeltkonturierten Cysten oft vergeblich nach irgendeiner Andeutung des Orts der Öffnung und nach einem Anzeichen der später so deutlichen Polarisierung der Cyste gesucht. Aber diese Phase dauert offenbar nur ganz kurz.

Außerordentlich häufig sind Cystenbildungsstadien, welche Vorwölbungen am oberen Pol zeigen, die sehr charakteristisch sind. Diese kegelförmigen Vorwölbungen sind stets zunächst, auch an doppeltkonturierten Cysten, noch von einer einfachen Randlinie umzogen, also noch sehr dünnwandig. Meist sind sie von einer Protoplasmaschicht außen überzogen; nicht selten sind sie aber nackt; dann

ist aber auch die ganze Cyste frei vom Plasmaüberzug. In einem Fall sah ich vor Bildung des Kegels einen Protoplasmakolben aus einer doppeltkonturierten Cyste vorragen (Fig. 30). Hier machte es den Eindruck, als müsse ein Porus, ein feines Loch durch die Cystenwand durchgehen.

Sonst ragte der Kegel mit einer abgestumpften, glatten Kuppe vor, an der man keine Spur einer Öffnung erkennen konnte. Bei der Bildung des Kegels spielt sicher eine Verwölbung des intracystären Protoplasmas eine Rolle. Diese sieht man in den Kegel vorragen und seine Kuppe berühren. Die Fig. 24 zeigt die Berührung des Plasmafortsatzes mit dem erst entstehenden Kegel. Die mit Giemsalösung gefärbte Cyste in Fig. 14 zeigt sogar an der Berührungsstelle einen Substanzring, der sich stark gefärbt hat und vielleicht auf Ausscheidung eines irgendwie wirksamen Stoffes hinweist.

Bei noch dünnwandigen Kegeln erkennt man nicht selten einen die Kuppe umgebenden Ring, der wie ein Einschnitt diese vom Basalteil abtrennt (Fig. 26 u. 27). Da die anschließenden Stadien stets die Kuppe des Kegels vermissen lassen, so liegt die Deutung nahe, daß durch Abtrennung der Kuppe die charakteristische Öffnung der Cyste gebildet wird. Sollte hier wohl eine lösende Wirkung vom intracystären Plasma ausgehen?

Durch die Öffnung der Kuppe des Kegels ist eine Verbindung zwischen dem intracystären und dem extracystären Protoplasma hergestellt. Daß ein feiner Porus am oberen Pol der Cyste vorher schon vorhanden sein kann, darauf weist außer Fig. 30 auch das Hervortreten von Fetttropfen gerade an der gleichen Stelle in Fig. 17 u. 19 hin.

Jedenfalls tritt bei weit geöffnetem Mündungskegel eine intensive Wechselwirkung zwischen intracystärem und extracystärem Protoplasma ein. Ich kann nicht mit Sicherheit behaupten, daß nun, nach Öffnung der Kappe noch Plasma aus der Cyste austritt. Ich nehme es aber an, weil in den Stadien mit geöffneter Kuppe stets viel mehr Plasma am oberen Pol der Cyste sich befindet, als in den vorhergehenden Stadien. Fig. 9 zeigt nach dem Leben gezeichnet ein solches Stadium mit reichlich polarem extracystärem Protoplasma. Auch bei *Ochromonas* konnte ich in letzterem das Auftreten einer ganzen Anzahl kontraktiler Vakuolen feststellen, die lebhaft pulsieren. Und wie bei *Chromulina* scheint mir hier die Deutung nahe zu liegen, daß Zellflüssigkeit aus dem sich kondensierenden Körper, also auch aus dem Cysteninhalt, auf diese Weise herausgepumpt wird.

Ist die Cystenwand doppelt konturiert und die Mündungsröhre

gebildet und weit offen, so beginnen beide, die Kugelwand und die Mündungsröhre sich weiter zu entwickeln und allerhand Beiwerk auszubilden, das fast wie Zierrat wirkt. Um die Mündungsröhre bildet sich ein sie umfassender Mündungstrichter, die Cystenschale bedeckt sich nach Außen mit einer Anzahl spitzer Stacheln. Von beiden Bildungen enthielten meine Präparate so verschiedenartige Modifikationen, daß ich sie nicht anders als Entwicklungsstadien von ihnen deuten kann. Ich muß gestehen, daß die Serierung willkürlich ist, da ich die einzelnen Phasen nicht im Entstehen verfolgen konnte.

Am meisten Vertrauen darf man wohl auf die von mir angenommene Reihenfolge in der Bildung der Cystenstacheln haben. Fig. 33 zeigt die ersten Anfänge in kleinen Knötchen auf der Außenseite der Cystenschale. In diesem Stadium war in einzelnen Fällen die Persistenz der Gallerthülle noch festzustellen. Ich erinnere in diesem Zusammenhang noch einmal an die Fig. 14, wo die gefärbten Radialstreifen in der Gallertsubstanz sich an den Ort der Stachelbildung und in entsprechenden Winkeln von der Cystenwand erheben. In Fig. 33 sind ferner neben der Cyste einige Kugeln einer Substanz dargestellt, die vollkommen der Cysten- und Stachelsubstanz gleicht. Das wäre ein weiterer Beweis für die ohnehin anzunehmende extracystäre Entstehung der Substanz, aus der die Stacheln aufgebaut werden.

Letztere sieht man nun an einzelnen Individuen jeweils dicker und länger erscheinen. Ordnet man die einzelnen Cysten unter dem beherrschenden Gesichtspunkt, so erhält man eine wohl gefügte Reihe des Wachstums der Stacheln in die Länge und in die Dicke. Diese Entwicklungsreihe wurde von Fig. 33 über Fig. 15 und 44 zu 41, weiter über 47, 38, 39, 48 und 50 zu dem Abschluß der Entwicklung in Fig. 51 führen.

In den Fig. 39 u. 48 sind einige der Stacheln offenbar abgebrochen und daher stumpf. Aber sonst sehen wir eine regelmäßige Reihe der Zunahme an Länge und Dicke.

Diese Anordnung gewinnt an Sicherheit, wenn wir die vollkommen parallel verlaufende Ausbildung des Mündungstrichters verfolgen. In Fig. 32 hat sich, vor den Auftreten der ersten Ansätze der Stachelbildung, um die offene Mündungsröhre ein flacher Ring gelegt. Mit den ersten Stachelspuren erfolgt eine Verbreiterung dieses Rings (Fig. 33 u. 44). Er wächst aus nach vorn und bildet so allmählich einen Kelch um die Mündungsröhre (Fig. 34, 35, 36). Um letztere können weitere Zapfen entstehen (Fig. 37 u. 43). Nun

wächst aber der äußere Kelch vor allem weiter und wird zu einer auffallenden Bildung, die sich in mehr oder weniger regelmäßiger Form über der Cystenkugel erhebt. Es ist eine äußerst zierliche, urnenähnliche Bildung, deren Rand sich bis zu verschiedenem Grad weiter entwickeln kann. Die charakteristischen Formen sind von der Seite und mehr oder weniger schief von der Seite in den Fig 15, 37, 38, 39, 41—49 dargestellt. 49 stellt die extremste Form dar, die ich auffand.

Es scheint, daß die Entwicklung auf verschiedenen Stufen stehen bleiben kann. Selten ist der ganz regelmäßige Abschluß des Randes. Lücken im Rand und unregelmäßige Abschlußlinien sind wohl auf Verletzungen und deren mehr oder minder vollkommene Reparatur zurückzuführen. Die mehr oder minder vollkommene Ausbildung des Kelches mag mit der früheren oder späteren Erschöpfung der produzierten Kieselsubstanz zusammenhängen.

Möglicherweise hängt davon auch die Bildung des Pfropfens ab. Während er bei *Chromulina freiburgensis* so deutlich zu erkennen und zu zeichnen war, fehlt er bei *Ochromonas crenata* fast allen konservierten Cysten, obwohl in ihnen die Weichkörper gut erhalten sind. Nur bei der nach dem Leben gezeichneten Fig. 15 ist ein Propfen deutlich erkennbar. Bei den anderen war statt dessen die Mündungsöffnung durch Verdickung der Wände der Mündungsröhre bis zu einem minimalen Porus verschlossen (vgl. Fig. 45 u. 48).

So gut wie sicher beziehen sich auf diese Art Messungen an den Cysten, welche die Länge mit Mündungstrichter mit 16 μ, den Querdurchmesser mit 13 μ und die Halslänge mit 2 μ angeben.

3. *Ochromonas pigmentata* Doflein (Taf. 17 Fig. 3—5).

Wieder eine *Ochromonas*-Art, welche ich mit keinen der aus Mitteleuropa beschriebenen Formen identifizieren kann. Die Gestalt ist ovoid, am Hinterende gerundet oder abgestumpft (Fig. 3—5) Vorderende an der Stelle des Geißelursprungs eingekerbt. Lange Geißel körperlang, kurze Geißel kaum $^1/_4$ von deren Länge erreichend. Chromatophor stattlich, gelblich gefärbt, mit umgeschlagenen Rändern. An der Oberfläche der Körpers finden sich feine braune Pigmentkörnchen, welche mich zur Namengebung veranlaßten. Am Vorderende fand ich ein bis zwei kontraktile Vokuolen, wahrscheinlich sind zwei die typische Zahl. Ein großer Leucosinballen liegt im hinteren Drittel des Körpers; Fetttropfen liegen vor allem um das Chromatophor herum. Länge des Körpers 10—12 μ, Breite 6—8 μ. Wahrscheinlich gehört das in Fig. 14 der Taf. 17 abgebildete Individuum

zur gleichen Art. Bemerkenswert sind bei ihm der breite Ectoplasmarand und die vier Leucosinballen, auch das Chromatophor scheint etwas abweichend gebaut zu sein.

4. *Ochromonas vasocystis* Doflein (Taf. 17 Fig. 16—21)

Von dieser Art habe ich nicht mit Sicherheit lebende Vertreter beobachtet. Ich beschreibe sie nach konservierten Präparaten. Ich bin aber geneigt die Abbildungen nach der Natur Fig. 11 u. 12 der Taf. 22 mit ihr in Verbindung zu bringen wegen ihrer übereinstimmenden Herkunft. Dann würde die Beschreibung zu lauten haben: Ovoid gestaltete *Ochromonas*-Art mit zarter, nicht sehr metabolischer Oberflächenschicht. Vakuolen nicht beobachtet. Stigma fehlt. Chromatophor einfach, muldenförmig mit breiten Umschlagrändern. Ein Caryosomkern (Fig. 16 u. 17) vorn im Körper gelegen, der reichlich Fetttropfen vor allem in der Randzone und mehrere große Leucosinballen zu enthalten pflegt.

Die Beschreibung der neuen Art stütze ich besonders auf die Cyste, von der ich verschiedene Entwicklungsstadien beobachten konnte. Sie ist kuglig und hat eine glatte Oberfläche. Im fertigen Zustand trägt sie einen auffallend großen Mündungstrichter, den man eher Mündungskelch oder Mündungsschale nennen sollte. Denn wie eine schön geformte Schale erhebt er sich auf der kugligen Cyste, wobei sein glatter Rand einen Kreis bildet, dessen Durchmesser über $^2/_3$ des Durchmessers der Cystenkugel erreicht (Fig. 20). So entsteht ein höchst eigenartig aussehendes Gebilde.

Auch hier entsteht das Mündungsgebilde allmählich, indem zuerst ein schmaler Ring sich um die Mündungsröhre legt (Fig. 18), der allmählich in die Breite wächst (Fig. 19). Von der Mündungsröhre selbst entstehen bei dieser Art keine Vorragungen. Der Mündungsporus ist außerordentlich klein, was die seitlich schiefe Ansicht der Fig. 21 zeigt.

Die Cyste zeigt folgende Maße:

Länge einschl. Mündungstrichter 6 μ,
Breite 5 μ,
Höhe des Mündungstrichters 1 μ.

In der Cyste fand ich meist sehr zusammengekugelte verkleinerte Plasmakörper, welche deutlich Chromatophor, Kern, Fettkugeln und Leucosinvakuolen erkennen ließen (Fig. 18—21).

5. *Ochromonas vagans* Doflein (Taf. 17 Fig. 9, 9a, 13 u. 15).

Unter den zahlreichen *Ochromonas*-Arten, die ich kennen lernte, habe ich keine einzige gefunden, welche wirklich zwei Chromato-

phoren besaß, außer in Fällen, die durch besondere Verhältnisse bedingt waren. Ich kann mich des Verdachtes nicht erwehren, daß bei den meisten Formen, bei denen zwei Chromatophoren angegeben sind, dies auf der Lebendbeobachtung beruht, welche in vielen Fällen zwei Chromatophoren vortäuscht, wo die Konservierung sofort die Einheitlichkeit nachweist. Die Form, welche ich mit dem Namen *vagans* benenne, ist eine im schwimmenden Zustand ovoide Art mit einem gelben muldenförmigen Chromatophor mit deutlichen Umschlagrändern. Ein Stigma fehlt. Die Art hat eine ausgesprochene Tendenz, in amöboiden Zustand überzugehen, wobei sie die Geißeln verliert (Fig. 9 und 9a). Dann bildet sie stumpfe, auch spitze Protoplasmafortsätze. Im konservierten Zustand zeigt sie einen verhältnismäßig kleinen Caryosomkern. Auch im begeißelten Zustand ist die amöboide Beweglichkeit sehr ausgesprochen. Fig. 13 zeigt die Ausbildung einer stark vorragenden Aufnahmevakuole, Fig. 15 die Ausstreckung eines langen Pseudopodiums mit starkem Unterschied von Ecto- und Entoplasma. Die Art ist heterotroph. Ihr Körper enthält zahlreiche Fetttropfen und meist eine größere Leucosinkugel im hinteren Drittel des Körpers. Tierische Ernährung kommt daneben vor. Die Cyste habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können.

Nach dem konservierten Präparat ist die Länge des Körpers auf etwa 6 μ zu schätzen. Die lange Geißel ist ein gut Stück länger als der Körper, die kleine, auffallend kurz, erreicht kaum $^1/_6$ der Länge der großen. An der Insertionsstelle war keine Einbuchtung zu bemerken.

6. *Ochromonas stellaris* Doflein (Taf. 21 Fig. 1—19).

Diese neue Art benannte ich nach ihrer schönen sternförmigen Cyste. Das freie Individuum, etwa 10—15 μ lang, 5—7 μ breit, ist länglich oval gestaltet (Fig. 1—4). Es zeigt eine schwache Einkerbung am Vorderende, in welcher die beiden Geißeln entspringen. Von ihnen ist die eine etwa körperlang, während die kurze etwas weniger als die Hälfte davon mißt. Sie entspringen aus einem deutlichen Basalkorn (Fig. 2 u. 3). Gelegentlich fand ich geißellose, amöboid sich bewegende Exemplare dieser Art (Taf. 22 Fig. 17—19).

Der Caryosomkern liegt weit vorn im Körper. Neben ihm befindet sich die kontraktile Vakuole. Das Chromatophor ist bandförmig mit deutlichen Umschlagfalten an beiden Seiten; es liegt weit vorn im Körper (Fig. 2 u. 3).

Reichlich Fetttropfen pflegen vor allem an der Peripherie des Körpers zu liegen, ein großer Leucosinballen im Hinterende. Aufnahmevakuolen wurden beobachtet und in solchen aufgenommene Bakterien und andere kleine Gebilde. So ist *Ochromonas stellaris* eine heterotrophe Ochromonade.

Auf Taf. 22 Fig. 6—9 sind einige im Leben beobachtete Stadien der Teilung dieser Art dargestellt. Im Anfang der Teilung erkennt man im noch kugligen Körper mit einheitlichem Chromatophor eine Spaltung in zwei Geißelgruppen, von denen die eine schon die große und die kleine Geißel enthalten, die zweite nur die große (Taf. 22 Fig. 6).

Schon 7 Minuten später hatte das nächste Stadium, welches sich oval in die Länge gestreckt hatte, zwei vollständige Geißelapparate, die an beiden Schmalseiten des Körpers standen. Auch die Teilung des Chromatophors war mittlerweile vollzogen (Taf. 22 Fig. 7).

Nach weiteren 3 Minuten zeigte sich schon eine Einbuchtung in der Mitte des Körpers, durch welche dessen Zweiteilung angebahnt wurde. An beiden Seiten sitzen jetzt schon die Geißelpaare in deutlichen Gruben (Fig. 8).

Nun ging der Teilungsvorgang rasch weiter, indem die beiden Teilhälften des Plasmakörpers anschwollen, die Mitte sich weiter verschmälerte. Zu dieser Zeit steigerte sich die amöboide Beweglichkeit des Plasmas beträchtlich. Man sah lange, schmale Pseudopodien sich ausstrecken, um ebenso rasch wieder eingezogen zu werden. Ein sehr intensiver Energiewechsel geht offenbar in diesem Stadium vor sich. Auch die Geißelpaare bleiben nicht an den entgegengesetzten Polen, sondern wechseln öfter ihren Ort im flüssigen Protoplasma.

Dabei zeigen sich im Körper einige bemerkenswerte Teilungserscheinungen. Die eine große Leucosinvakuole (Taf. 22 Fig. 9h) streckt sich mit dem Plasmakörper in die Länge, bildet eine Hantelfigur und wird schließlich in zwei Hälften geteilt. Auch das eine Chromatophor, welches in die Mitte der Teilungsfigur geraten ist, gerät unter den Einfluß der Teilungskräfte, wird hantelförmig ausgezogen und geteilt, so daß das eine Tochterexemplar zwei Chromatophoren, das andere nur ein relativ kleines erhält.

Die ganzen beschriebenen Teilungsvorgänge dauerten 12 Minuten, von 6^{10} abends bis 6^{22}.

Auch über die Cystenbildung von *O. stellaris* konnten manche Beobachtungen gemacht werden. Die fertige Cyste ist ein äußerst

reizvolles Gebilde. Sie erinnert in ihrer Bildung fast an ein Radiolar. Sie mißt im Querschnitt 10—12 μ, während der Längsdurchmesser mit dem Mündungstrichter gemessen 16—18 μ erreicht. Die Cyste ist also ein besonders stattliches Gebilde. Der Mündungstrichter, selbst bis 5 μ Länge und ebensolche Mündungsbreite erreichend, ist kelchförmig; in ihn ragt die Mündungsröhre hinein, welche bei der fertigen Cyste von einem ovalen Pfropfen erfüllt ist.

Besonders eigenartig ist die Ausstattung der Cyste von *Ochromonas stellaris* mit langen, kegelförmigen Stacheln. Diese variieren in der Länge. Sie können 3—6 μ Länge erreichen. Sie sind spitz und schlank. Auch bei dieser Art ist die Zahl der Stacheln schwankend und ihre Stellung auf der Cystenoberfläche unregelmäßig.

Auch bei *O. stellaris* konnte ich einige interessante Stadien der Cystenbildung beobachten. Die primäre Gallerthülle war hier auch manchmal bei noch nicht abgekugelten Individuen zu sehen (Taf. 21 Fig. 6). Die Mündungsröhre war auch hier die erste Anlage des Mündungstrichters an der doppeltkonturierten Cystenwand (Fig. 8 *mr*) Die allmähliche Entstehung des Mündungstrichters zeigen die Fig. 8—15. Man sieht, wie die Mündungsröhre in die Länge wächst und wie um sie der eigentliche Trichter sich legt. Sehr häufig war hier der Mündung ein kugliger Protoplasmatropfen vorgelagert.

Besonders möchte ich die Bilder hervorheben, welche ich an konservierten Cysten dieser Art erhielt und welche offenbar Stadien der Bildung des Verschlußpfropfens darstellen. Auch bei anderen Arten habe ich eine dunkel gefärbte Zone am oberen Ende des endocystären Plasmakörpers auftreten und als kegelförmige Spitze in die Mündungsröhre hineinragen sehen. Die Fig. 14, 15 u. 18 zeigen solche Stadien bei *O. stellaris*. Man erkennt verschiedene Phasen der Ansammlung (Fig. 14), der Umformung (Fig. 15) und Verdichtung dieser Substanz. Auch in den Fig. 12 u. 13 ist diese Bildung zu erkennen. Schließlich löst sich der Pfropfen als ovoides Gebilde ab, das in seinem äußeren Teil zunächst noch dichter als im proximalen Teil ist.

Vor allem wichtig scheinen mir die Stadien der Stachelbildung zu sein, welche ich bei *O. stellaris* auffinden konnte. Hier war bei einer Anzahl der konservierten Präparate die primäre Gallerthülle sehr gut erhalten. Die Bilder Fig. 12 u. 13 zeigen nun, wie wir uns etwa die Bildung der Stacheln denken können. Wir sehen in Fig. 12 von der Cystenwand radiär abstehend Klumpen einer stark lichtbrechenden Substanz. Sie macht den Eindruck, als sei sie im Moment der Konservierung noch zähflüssig gewesen. Die Umrisse

der Vorragungen sind noch rundlich, erinnern an Tropfen einer zähen Substanz. Aus ihnen müssen, Kristallbildungen ähnlich, die schlanken Stacheln entstehen. Fig. 12 u. 13 zeigen Stadien des Wachstums der zum Schluß so schlanken, langen, eleganten Gebilde.

Wie wir diese verschiedenen Bilder als Stadien der Cystenbildung deuten können und inwiefern sie uns zum Verständnis dieser seltsam vollkommenen Gebilde dienen können, soll in einem allgemeinen Abschnitt am Schluß dieser Arbeit erörtert werden.

7. *Ochromonas elegans* Dofl. (Taf. 17 Fig. 22—26, Taf. 22 Fig. 39—41).

Die auf letzterer Tafel nach dem Leben abgebildeten Individuen dieser Art hatten eine birnförmige Gestalt mit lang zugespitztem Hinterende. Sie erinnerten sehr an *O. stellaris*, waren aber beträchtlich kleiner (Fig. 38—42). Auch ihre Chromatophoren waren kleiner. Diese, lang oval und muldenförmig, im vorderen Teil des Körpers liegend, waren leuchtend gelb. Das Plasma war sehr flüssig und dementsprechend war die Art sehr veränderlich in der Form. Gelegentlich kroch sie in amöbenähnlicher Gestalt auf der Unterlage, ohne dabei die Geißeln zu verlieren (Taf. 22 Fig. 40 u. 41). Mit dieser amöboiden Beweglichkeit hing auch die Aufnahme geformter Nahrung, welche sie mit autotropher Ernährung verband, zusammen.

Nicht selten sah man neben den Geißeln große Aufnahmevakuolen sich bilden, die oft nur Wasser enthielten. Eine kontraktile Vakuole befand sich am Vorderende. Die Geißeln unterschieden sich von denen von *O. stellaris*, daß die kleinere sehr klein war, kaum $^{1}/_{6}$ der Länge der körperlangen großen Geißel. Ein Basalkorn war in manchen der gefärbten, konservierten Präparate zu erkennen. Leucosin und Fett waren im Körper enthalten.

Ich bin geneigt, die Individuen der Fig. 22—26 der Taf. 17 zu dieser Art zu rechnen. Bei ihnen erkennt man sehr schön die Form des Chromatophors und den Bau des Caryosomkerns.

Eine zugehörige Cyste kann ich nicht mit Sicherheit dieser Art zuweisen.

8. *Ochromonas perlata* Doflein (Taf. 20 Fig. 1—33).

Auch für diese schöne, relativ große, lebhaft bewegliche *Ochromonas*-Art bin ich genötigt eine neue Art zu begründen. Ich kann sie mit keiner der von Pascher für Mitteleuropa zusammengestellten 9—10 Arten identifizieren. Ob sie an einem mir nicht zugänglichen Ort aus anderen Ländern schon bekannt ist, kann ich nicht feststellen.

Die Art mißt im beweglichen Zustand 25 μ in der Länge, 15 μ in der Breite. Sie ist außerordentlich wechselnd in ihrem Umriß; sie kann oval und kuglig erscheinen (Fig. 1—5); es kommen auch langgestreckte Individuen mit zugespitztem Hinterende vor (Fig. 7). Das Vorderende, schief abgeschnitten, zeigt meist eine deutliche Geißelgrube, in welcher beide Geißeln entspringen (Fig. 1, 4, 6). Nicht selten sieht man auch die beweglichen Individuen von einer zarten, wohl gallertigen Hülle umgeben (Fig. 1 u. 4), welche wie ein Ectoplasmasaum den Körper umgibt. Sie ist aber sicher eine Ausscheidung von diesem, man sieht die im Plasma entspringenden Geißeln deutlich diese Schicht durchsetzen (Fig. 1 u. 4).

Ich fand stets ein Chromatophor, welches muldenförmig gestaltet, mit starken Umschlagsrändern, meist fast die ganze Länge des Körpers durchzieht. Es ist von ausgesprochen goldgelber Farbe. Meist umschließt es einen großen Leucosintropfen (Fig. 1—5); zu diesem können noch mehrere ähnliche kleinere Tropfen kommen (Fig. 6).

Dazu ist der Körper, besonders die Oberflächenregion mit zahlreichen gleichmäßigen, stark lichtbrechenden Körnern oder richtiger Tropfen erfüllt, welche aus Fett bestehen. Diese häufen sich besonders massenhaft in den zur Encystierung sich vorbereitenden Individuen an. Wie ein Perlenschmuck leuchten diese Gebilde, besonders bei seitlicher Beleuchtung hervor, was auch die Wahl des Speziesnamens *perlata* veranlaßte.

Eine kontraktile Vakuole liegt im Vorderende des Körpers. Hinter dem Geißelursprung liegt der bläschenförmige Kern, der im lebenden Organismus kaum zu erkennen ist. Ein Stigma fehlt.

Bei dieser Art konnte ich eine ganze Anzahl Stadien der Cystenbildung im Leben beobachten. Die stark von Fettkugeln erfüllten, meist einen sehr großen Leucosinballen enthaltenden Individuen kugeln sich ab und umhüllen sich mit der typischen durchsichtigen Gallerthülle, welche bei dieser Art in den konservierten Präparaten oft oval oder spindelförmig war (Fig. 30—33). Die äußersten Lagen der Gallerthülle zeigten sich öfter aus verschiedenen Häutchen gebildet, eine Lage war besonders dicht und trat im konservierten, mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparat dunkel hervor; sie war oft deutlich in Stücke, die im optischen Querschnitt stäbchenförmig aussahen, zerlegt (Fig. 30). In der Gallerthülle fand man die Cysten in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung. Sehr oft vermißte ich an lebenden und konservierten Cysten die Gallerthülle. Sie kann sich leicht ablösen. Ihre zähe, klebrige Substanz vermittelt

oft das Aneinanderkleben ganzer Gruppen von Cysten. Die Gallerte kann zu langen Fäden ausgezogen werden und an ihrer Außenwand kleben allerhand Körper an (vgl. hierzu Textfig. D S. 313).

Was die Bildung der Kieselcyste anlangt, so konnte ich auch bei *Ochromonas perlata* die endogene Bildung verfolgen. Vor der Entstehung der ersten dünnen Hülle ist die *Ochromonas* sehr vollkommen abgekugelt (Fig. 12). Man erkennt im Innern das Chromatophor, um das sich das verdichtete Plasma eng anlegt (Fig. 14—16). Die Geißeln sind verschwunden. Wenn die Cystenhülle sich bildet, scheint das Plasma außerhalb von ihr wieder aufzuquellen. Denn dann kann eine breite Schicht von Protoplasma die ganze Cyste umhüllen (Fig. 13). Dieses Individuum, nach Abtötung in Osmiumsäure abgebildet, zeigt noch im Innern das Chromatophor in normaler Gestalt und Farbe; der Leucosinballen ist noch deutlich erhalten. Der Cysteninhalt sowohl als das exocystäre Protoplasma zeigen viele, auffallend große, durch das Osmium dunkelbraun gefärbte Kugeln. Da sie größer sind als die Fetttropfen in den beweglichen Individuen, so wäre auf ein Zusammenfließen von einzelnen Tropfen bei der Konservierung zu schließen. Darauf ließe auch die verschiedene Größe der Gebilde und ihre geringere Zahl gegenüber denen in den freien Individuen schließen.

Fig. 19 u. 20 zeigen bei gleicher Behandlung die gleichen Gebilde an den gleichen Orten. Auch hier zeigt das exocystäre Protoplasma eine besonders große kontraktile Vakuole, welche offenbar im Moment der Diastole erstarrt ist. Im lebenden Individuum sah man zwei lebhaft pulsierende solche Vakuolen im exocystären Plasma. Auch bei dieser Art beginnt die Ausbildung des Mündungstrichters und der Fortsätze auf der Außenwand der Cyste, nachdem diese doppeltkonturig geworden und erhärtet ist. Man kann an den Stacheln Stadien des Wachstums in die Länge und in die Dicke verfolgen. Solche zeigen die Fig. 22 u. 23. Besonders interessant erscheint mir Fig. 25, wenn es sich bei ihr wirklich um einen ersten entstehenden Stachel handelt, der links unten sich zeigt. Der würde hier vorzeitig entstanden sein, da die Cystenschale noch nicht doppelt konturiert ist.

Fig. 20 zeigt den ersten Ansatz der Mündungsröhre; wenn ich die Bilder richtig zu dieser Art rechne, so würden die Fig. 26 u. 27 die allmähliche Ausbildung des Mündungstrichters zeigen. Fig. 28 u. 29 wären die fertigen Cysten von *Ochromonas perlata.* Fig. 28 ist eine Darstellung senkrecht auf die Vorderfläche gesehen, Fig. 29 zeigt eine Ansicht von vorn-unten. Sie zeigen eine innere Mündungs-

röhre mit einem diese von außen umfassenden Mündungstrichter. Deutlich sind in Fig. 28 u. 29 die ovoid gestalteten Verschlußpfropfen zu erkennen.

Charakteristisch für die Art sind die ungleichmäßig auf der Kugeloberfläche der Cyste verteilten stumpfen Stacheln. Sie sind parallelseitige Cylinder von geringer Länge. Ihr Durchmesser schwankt. Bald sind sie schmäler, bald dicker, einzelne können doppelt so dick sein als die anderen. Manchmal laufen sie auch etwas kegelförmig nach außen zu, die Seitenlinien können auch nach innen eingebuchtet sein. Meist sind sie am freien Ende etwas verbreitert, ja es kommt an diesem manchmal zu einer Einbuchtung, die zu einer Gabelung sich steigern kann (vgl. vor allem Fig. 24 u. 29).

Zu dieser Regellosigkeit kommen nicht selten Abbiegungen der Spitze oder Verkrümmungen des ganzen Stachels. Auch die Anordnung auf der Oberfläche der Cyste zeigt eine auffallende Unregelmäßigkeit. Nicht nur stehen die Stacheln nicht regelmäßig radiär, sondern ihre Stellung entspricht durchaus nicht etwa Hauptradien der Kugel; selten ist einmal eine Annäherung an eine solche Symmetrie zu erkennen (Fig. 24). Meist ist die Anordnung sehr unregelmäßig (Fig. 26, 27, 29, auch 23).

Charakteristisch war bei dieser Art die Umwandlung des Cysteninhalts. Während anfangs das Chromatophor und der Leucosinballen sehr deutlich waren (Fig. 25 u. 26), wurde allmählich das ganze Innere des Cystenprotoplasmas verdeckt von den an der Oberfläche sich ansammelnden Fettkörpern, die schließlich ganz regelmäßig angeordnet waren, so daß das charakteristische Bild einer Wabenstruktur entstand (Fig. 27—29).

Die Maße der Cysten sind folgende:

Querdurchmesser 20 μ,
Längsdurchmesser mit Mündungstrichter 25 μ,
Oberer Durchmesser des Mündungstrichters 9—12 μ,
Unterer " " " 6—8 μ,
Länge der Stacheln 3—5 μ,
Dicke der Stacheln 1—$1^1/_2$ μ,
Maße des Pfropfens 2 μ.

9. *Ochromonas ovalis* n. sp. (Taf. 22 Fig. 34—38).

Eine ovale Form, welche ich hauptsächlich im Leben beobachtete. Sie ist etwa 6—8 μ lang, 3—4 μ breit. Die Art ist sehr lebhaft beweglich. Dabei zeigt sie eine große amöboide Veränderlichkeit vor allem des Hinterendes. Ein mittelgroßes gelbes Chromatophor

liegt in der Mitte des Körpers. Als Anzeichen ausgiebiger pflanzlicher Ernährung finden sich im Körper zahlreiche Fetttropfen und meist im Hinterende ein stattlicher Leucosinballen. Daneben kommt es aber auch zur Aufnahme von geformter Nahrung nach tierischer Weise. Fig. 3 zeigt in einer Nahrungsvakuole ein kleines Protozoon, die Fig. 35 u. 36 der Taf. 22 zeigen die starke amöboide Beweglichkeit.

Am Vorderende fand ich 1—2 Vakuolen (Fig. 34 u. 37). Die Geißeln sitzen in einer kleinen Grube des Vorderendes. Die Hauptgeißel ist fast doppelt so lang als der Körper, beide Geißeln auffallend dick.

Bei dieser Art konnte ich bisher weder die Teilung beobachten, noch die Cystenbildung mit Sicherheit feststellen.

10. *Ochromonas simplex* Pascher (Taf. 17 Fig. 8).

Vermutlich handelt es sich um diese Art in der hier verzeichneten Abbildung, welche damit für den Schwarzwald nachgewiesen wäre.

11. *Ochromonas hinterzartensis* n. sp. (Taf. 17 Fig. 11 u. 12).

Ovoide Form von etwa 12 μ Länge und 6—7 μ Breite; nicht metabolisch, ein Chromatophor, muldenförmig, mit breiten Umschlagrändern von gelbbrauner Farbe. Lange Geißel mehr als körperlang, kurze nur etwa $^1/_8$ von deren Länge erreichend. Am Rande des Körpers zahlreiche größere und kleinere Fetttropfen, im Innern sehr große Leucosinkugeln. Kern und kontraktile Vakuolen nicht verzeichnet. Stigma fehlt. Cysten nicht gesichert, holophytisch.

Schwarzwald. Moor bei Hinterzarten. Die Form bekommt einen neuen Namen, da sie mit keiner der bisher aus Mitteleuropa beschriebenen Art übereinstimmt.

12. *Ochromonas mutabilis* Klebs (Taf. 22 Fig. 1—3).

Der starke Metabolismus scheint mir für die Identifizierung mit dieser Art zu sprechen, ebenso die kuglige bis eiförmige Gestalt der freischwimmenden Individuen. Ich konnte auch bei dieser Art die Einheit des Chromatophors feststellen, während Klebs deren zwei angibt. Auch die beträchtlich größere Länge der Hauptgeißel, verglichen mit der Nebengeißel, trifft zu. Allerdings den punktförmigen Augenfleck habe ich vermißt. Dagegen die zwei kontraktilen Vakuolen treffen zu, auch die Größe mit 15—30 μ Länge, die Breite von 8—22 μ. Die Identität mit der Art von Art von Klebs

scheint mir, besonders durch den Mangel des Stigmas, nicht vollkommen gesichert. Auch die Einzahl des Chromatophors erregt Zweifel. Da ich aber die zugehörige Cyste nicht gesichert habe, möchte ich keinen neuen Artnamen geben und infolgedessen die Art noch als zweifelhaft als Schwarzwaldart nur anführen. Ich fand sie in einem Moorgraben bei Erlenbruck.

13. *Ochromonas nana* n. sp. (Taf. 22 Fig. 4 u. 5).

Bei der außerordentlichen Kleinheit der Form und angesichts ihres Auftretens in großen Mengen in einem Tümpel bei Erlenbruck im Schwarzwald wage ich es, dieser Form einen Namen zu geben. Sie ist nur 2—3 μ groß, außerordentlich amöboid. Im Plasma, das sehr körnig ist, finden sich Fetttropfen und Leucosinklumpen. Geformte Nahrung wird aufgenommen. Ein muldenförmiges gelbes Chromatophor ist vorhanden. Stigma fehlt. Die lange Geißel ist doppelt so lang als die kleine. Ich war manchmal im Zweifel, ob es sich nicht um den Schwärmer einer größeren, komplizierter gebauten Art handeln könnte. Da aber in dem betreffenden Wasser keine entsprechende Art zu finden war und doch eine so große Menge von diesen kleinen Ochromonaden, erschien mir die Annahme zweifelhaft.

14. *Ochromonas gracilis* n. sp. (Taf. 17 Fig. 14).

Wie die nächste anschließende Art zeigt auch diese eine Einfassung mit zarten, braunen Pigmentkörnern. Aber diese liegen innerhalb eines relativ breiten Ectoplasmasaumes, der die ovoide Zelle umgibt. Die kurze Geißel ist kaum $^1/_5$ so lang als die Hauptgeißel. Das einzige gelbe Chromatophor ist muldenförmig. Große Leucosinmassen liegen in dieser Mulde. Länge 5 μ, Breite 3 μ. Moortümpel im Schwarzwald.

15. *Ochromonas silvarum* n. sp. (Taf. 22 Fig. 11, 12 u. 13).

Eine sehr metabolische *Ochromonas*-Art, mit einem stattlichen grüngelben Chromatophor, das muldenförmig mit sehr stattlichen Umschlagrändern ist. Kurze Geißel $^1/_3$—$^1/_2$ so groß als die Hauptgeißel. Kern auch im Leben sehr deutlich, ganz vorn gelegen.

Die Art ist meist rundlich; neben der pflanzlichen Ernährung ist die tierische sehr ausgebildet. Körperdurchmesser 6—8 μ.

Waldtümpel im Schwarzwald.

16. *Ochromonas chromata* Meyer.

Ich bin nicht ganz sicher, ob es sich um diese Art handelt. Vorläufig nehme ich es an. Ich habe allerdings nur wenig Individuen beobachtet (Taf. 22 Fig. 42).

Pyrenoide bei Chrysomonadinen.

Soweit ich die Literatur über Chrysomonadinen durchsah, fand ich keine Angaben über das Vorkommen von Pyrenoiden bei dieser Ordnung der Protisten. Beim Studium der Arten des Schwarzwalds fand ich solche bei einer Anzahl von Formen. Daß sie früher nicht gesehen wurden, liegt wohl daran, daß sie im Leben schwer oder gar nicht zu erkennen sind. Die früheren Untersucher haben keine konservierten und gefärbten Präparate angefertigt, auf denen die Pyrenoide sehr deutlich hervortreten.

Ich fand Pyrenoide bei *Chrysamoeba radians* Klebs und außerdem bei einer Anzahl Arten der Gattung *Chromulina*. Bei der Gattung *Ochromonas* fand ich solche nur bei der *Ochromonas crenata* Klebs und da ganz selten. Die meisten Individuen besaßen keine.

Am besten konnte ich sie bei *Chromulina freiburgensis* Dofl. studieren, eine Art, die ich ja recht genau kennen lernte. Die Pyrenoide lagen bei ihr fast stets am Innenrand des Umschlagsfalte des Chromatophors. Selten lagen sie in der Muldenfläche. Oft lagen sie sogar ganz dicht am Rand des Chromatophors, so daß die beiden Pyrenoide ganz nahe beieinander lagen (Taf. 15 Fig. 16, 17, 19). Im Leben waren sie nur gelegentlich als stark lichtbrechende Gebilde zu erkennen.

In manchen Exemplaren dieser Art vermißte ich sie, wie z. B. die Figg. 15 u. 18 zeigen. Das gleiche gilt für die Cysten, in denen ich sie manchmal fand, öfter jedoch nicht nachweisen konnte. So sind sie deutlich in den Fig. 31, 33 u. 42 zu sehen, während sie in allen anderen Cystenbildern fehlen.

Die Pyrenoide von *Chromulina freiburgensis* stellten sich stets als ovoid geformte Körper von einem Durchmesser von durchschnittlich 2 μ Länge und 1 μ Breite dar. Sie bestanden aus einer dichten, einheitlichen Substanz, die sich sehr stark färbte, den Farbstoff zäh zurückhielt. Strukturen besonderer Art waren in ihnen nicht zu erkennen.

Die anderen Chromulinen, bei denen ich Pyrenoide fand, waren *Chromulina dubia* Dofl., *Ch. minuta* Dofl. und *Ch. sphaerica* Dofl. Bei *Ch. dubia* waren sie z. B. auffallend groß, doppelt so groß als

bei *Ch. freiburgensis.* Ihre Lage war regelmäßig am Rand der Umschlagsfalte, so daß sie symmetrisch im Körper angeordnet waren.

Die gleiche symmetrische Lage im Chromatophor zeigten sie bei *Chromulina minuta* und *sphaerica.* Bei diesen beiden Arten waren sie relativ kleiner als den kleinen Dimensionen dieser Arten entsprach, verglichen mit den größeren Formen. Im Bau glichen sie vollkommen denjenigen der *Ch. freiburgensis.*

Das einzige Mal, daß ich Pyrenoide bei einer *Ochromonas* fand, war bei dem Individuum, welches auf Taf. 19 in Fig. 7 abgebildet ist. Da es ein konserviertes Exemplar ist, an welchem die Geißeln fehlten, so ist die Zugehörigkeit zu *Ochromonas* nicht mit aller Sicherheit festzustellen. Die große Ähnlichkeit mit den Individuen der sie umgebenden Fig. 5, 6 u. 8, die im Präparat in ihrer Nachbarschaft lagen, veranlaßten mich, sie gleichzeitig zu zeichnen.

Ich muß den Befund als zweifelhaft bezeichnen, zumal ich bei keiner *Ochromonas* sonst eine Andeutung eines Pyrenoids fand. Doch mag das auf Zufall beruhen. Sind es ja auch nur vier *Chromulina*-Arten von den 16—17 Arten, die ich fand, bei denen ich Pyrenoide konstatierte. So bleibt es noch fraglich, ob bei der Gattung *Ochromonas* solche vorkommen.

Hervorheben möchte ich schließlich, daß ich besonders bei *Chr. freiburgensis* nicht bei allen Individuen Pyrenoide nachweisen konnte. Dies stimmt mit den Erfahrungen bei Algenarten überein, bei denen man sogar bei einer Art Rassen mit und ohne Pyrenoid fand. Auch das Verschwinden von Pyrenoiden haben z. B. Klebs und Overton bei der Schwärmerbildung von Chlamydomonaden beobachtet.

Besonderes Interesse verdient meine Entdeckung des Pyrenoids bei *Chrysamoeba radians* Klebs. Auch bei dieser Form hat es eine ähnliche Lage im Chromatophor wie bei den *Chromulina*-Arten. In der ovoiden Gestalt und dichten Struktur und in den Größenverhältnissen gleicht es vollkommen denen jener Arten. So ist es ein weiterer Beweis für die Zugehörigkeit der *Chrysamoeba* zur Gattung *Chromulina.* Auch in den Cysten ließ sich das Pyrenoid nachweisen und zwar da wie in den freilebenden Individuen sowohl in der Einzahl wie in Paaren. Bekanntlich sind Pyrenoide bei farbigen Flagellaten und Algen weit verbreitet, zeigen aber stets in ihrem Vorkommen keine gesetzmäßige Regelmäßigkeit. Man fand sie bei grünen und braunen Algen, auch bei Florideen, man kennt sie bei Eugleniden, Chlamydomonadinen und Volvocineen Die Einzelheiten ihres Vorkommens finden man in Oltmann's Morphologie u. Biologie der Algen I. Aufl. im 2. Band zusammengestellt.

Danach kommen sie bei allen Algengruppen vor, aber bei allen gibt es auch pyrenoidlose Formen.

Was man über ihre Natur in der Botanik bisher festgestellt hat, geht auf Arbeiten von Klebs, Schmitz, Schimper, Klebahn, Dill, Overton und Chmilewsky zurück. Aus deren Ergebnissen kann man entnehmen, daß sie stets in Chromatophoren enthalten sind. Sie bestehen aus einer dichten, offenbar kolloidalen Masse, vielleicht eiweißhaltig, sicher jedoch kein Nuclein enthaltend. Nicht selten fand man kristalloide Einlagerungen in ihnen, die aber nach Klebs immer von einer farblosen Masse umgeben sind, so daß man diese Gebilde als Erzeugnisse des Pyrenoids betrachten muß.

Teilung nach hantelförmiger Einschnürung wurde von Schmitz, Chmielevsky und Klebahn beschrieben, so daß man sie als autonom sich vermehrende Zellorganellen betrachten könnte. Sie kommen stets nur in Chromatophoren vor, sind daher sicher als eine Differenzierung von ihnen zu betrachten.

Was aber ihre Beurteilung stark beeinflussen muß, sind die Beobachtungen von Schimper, Schmitz, Klebs, Overton, Dill und anderen, welche ihr Verschwinden und Neuauftreten festgestellt haben. So beschreiben Klebs und Overton ihren Verlust bei der Schwärmerbildung von *Chlamydomonas* und *Hydrodictyon*. Da müssen sie also bei den Nachkommen wieder neu entstehen. Klebs hat angegeben, daß *Botrydium* seine Pyrenoide im Alter verliert. Dill gibt an, daß bei *Chlamydomonas* die Pyrenoide im Dunkeln schwinden und sich im Licht neubilden.

Bei stärkebildenden Algen sind sie oft ein Zentrum der Stärkebildung, welche in Körnern wie eine Schale sich um sie zu legen pflegen. Aber da Stärke auch in pyrenoidlosen Chromatophoren sich bildet, da in pyrenoidhaltigen Chromatophoren auch Stärke unabhängig von solchen als Stromastärke entsteht, so ist die Annahme, daß sie Stärkebildner oder Stärkebildungszentren seien, bald wieder fallen gelassen worden.

Noch dazu kommen Pyrenoide auch bei Organismen vor, welche keine Stärke bilden. So sind sind sie weitverbreitet bei Diatomeen und auch unsere Chrysomonadinen sind stärkelose Organismen.

Was sind nun Pyrenoide in Wirklichkeit für Gebilde, was sollen wir von ihnen halten, in welche Kategorie können wir sie einordnen?

Man hat sie gelegentlich für Vakuolen erklärt. Das hat keinen Sinn, seitdem man ihren Bau genauer kennt.

Hier und da sind sie mit Zellkernen verglichen worden; sie

könnten damit Anlaß geben, die SCHIMPER'sche Idee von der Auffassung der Chromatophoren als symbiotischer Organismen wieder aufleben zu lassen. Das Fehlen von Nuclein in ihnen, das Fehlen bei vielen Arten, das Auftreten und Verschwinden bei einer Art konnte als Rudimentierung des Kerns gedeutet werden.

Konnte ich mich schon in dem viel verführerischeren Fall der *Chloramoeba* BOHLINS nicht für eine solche Deutung erklären, so liegen auch hier andere Erklärungen näher. In seiner dichten Substanz, in seinem Auftreten und Verschwinden, in seiner autonomen Teilungsfähigkeit erinnert das Pyrenoid eher an ein Centrosom. Wie jenes könnte es eine verdichtete Stelle in der kolloidalen Substanz des Chromatophors darstellen, welche eine Ansammlung von Kräften zur Veranlassung hat. Wie ein Centrosom könnte es gleichzeitig Ursache und Bewirkung von einer Energie sein, welche im Chromatophor spezieller Art sein müßte. Eine eingehende Untersuchung der Pyrenoide an einem günstigen Objekt verspricht ein sehr interessantes Ergebnis.

Allgemeines über die Cystenbildung bei den Chrysomonadinen.

Die wichtigsten Angaben über die Cystenbildung bei den Chrysomonadinen rühren von CIENKOWSKY und SCHERFFEL her. Aber trotz ihrer richtigen Beobachtungen war dieser ganz eigenartige Vorgang mit all seinen Komplikationen noch kaum genauer studiert. Ja, die kompliziertesten Formen der *Ochromonas*-Cysten, welche ich in dieser meiner Abhandlung beschreibe, waren überhaupt noch nicht bekannt.

Schon SCHERFFEL hat als besondere Eigentümlichkeit der Cysten der Chrysomonadinen ihre endogene Bildung bezeichnet. Sie ist auch etwas ganz Eigenartiges und meine Beobachtungen lassen sie als einen höchst merkwürdigen Vorgang erscheinen.

SCHERFFEL hebt mit Recht die hervorragende Beobachtungsgabe CIENKOWSKY's hervor, welcher schon im Jahre 1870 die endogene Bildung der Chrysomonadinencyste bei der von ihm so benannten *Chromulina nebulosa* genau beschrieb. Er schildert schon die Entstehung der Cystenwand im Plasma, den Porus, Strukturen auf der Außenfläche; er hat den Verschlußpfropfen und auch schon die Tätigkeit der kontraktilen Vakuolen im ectocystären Protoplasma, sowie dieses selbst gesehen.

Weniger eingehend sind die Beobachtungen von KLEBS und IWANOFF, die des letzteren zum Teil sogar unrichtig. Das ist in den sehr sorgfältigen Schilderungen von SCHERFFEL (1911) schon festgestellt. Dieser gab selbst eine Beschreibung der endogenen

Cystenbildung der Chrysomonadinen, die alle wesentlichen Punkte berücksichtigt; doch waren auch die von ihm studierten Formen alle viel einfacher, als manche der von mir aufgefundenen Cysten. An den Cysten beschreibt er eigenartige an der Oberfläche verlaufende Leisten und merkwürdige asymmetrische Fortsätze. Es ist mir nicht ganz klar, ob es sich in diesen um normale Endstadien der Cystenentwicklung handelt, oder eher um Entwicklungsstadien der Cystenstruktur oder abnorme Fälle.

Scherffel ist der erste, welcher den Pfropfen mit aller Klarheit beschreibt, den Porus im gleichen Sinn deutet wie ich, wozu mich Beobachtungen berechtigten. Scherffel beschreibt vollkommen richtig die Bildung der ersten Cystenanlage im Protoplasma der *Chrysomonadina* und er hat das extracystäre Protoplasma, dessen pulsierende Vakuolen und Fettgehalt beschrieben. Ähnliches hatte ja schon Cienkowsky gesehen und abgebildet. Auch das Einwandern dieses Protoplasmas beschreibt er. Seine Vermutung, daß die Cystenbildung durch eine Copulation von Chrysomonadinengameten veranlaßt sein könnte, kann ich nach meinen Beobachtungen nicht bestätigen. Wir werden unten darauf zurückkommen.

Bei seiner *Chrysamoeba* hat Scherffel ebenfalls die Cystenbildung gesehen. Offenbar konnte er da auch die primäre, gallertige Hülle feststellen, darunter extracystäres Plasma mit kontraktilen Vakuolen und deren Tätigkeit, für die er eine Deutung gibt, auf die wir unten noch zurückkommen werden.

Er ist der Meinung, daß „die endogene Bildung der Dauercysten ein allgemeiner Charakter der Chrysomonadinen“ ist. Er läßt dahingestellt, ob noch eine andere Form der Cystenbildung bei diesen vorkommt.

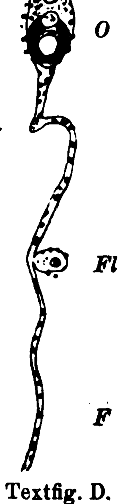
Bei allen Arten, die ich untersuchte, kann ich die endogene Cystenbildung bestätigen. So wächst die Wahrscheinlichkeit, daß es sich um eine bei den Chrysomonadinen allgemein verbreitete Erscheinung handelt. Wie sie im einzelnen verläuft, wurde bei den verschiedenen Arten beschrieben. Wir wollen an dieser Stelle die allgemeinen Züge dieses Vorganges darstellen und ihre Zusammenhänge erörtern.

Der Beginn der Cystenbildung ist stets ein Aufgeben der Beweglichkeit und eine Abkugelung der an Algen, Pflanzenteilen verschiedener Art und an allerhand Gegenständen anklebenden oder an der Oberfläche des Wassers haftenden Chrysomonadinen. Dieses Kleben ist durch eine gallertige, zähflüssige Ausscheidung bedingt, welche den Körper als weite primäre Hülle umgibt. Die Hülle ist sehr durchsichtig, so daß man sie leicht übersehen kann. Sie

erreicht einen Umfang, der mehrfach den Umfang der Chrysomonadine übertrifft, so daß diese in einem sehr großen Hüllgebilde liegt. Den Rand der Hülle erkennt man bei seiner Durchsichtigkeit oft nur an anklebenden Bakterien, Algen und allerhand kleinen Gebilden. Man kann ihn durch Gentianaviolett und andere Farbstoffe sichtbarer machen, wobei auch unter Umständen eine Schichtung der Hülle sichtbar wird. In konservierten Präparaten ist er oft verschwunden. Doch gelingt es, bei sehr sorgfältiger Konservierung ihn zu erhalten, und dann ihn und seine Zusammensetzung genauer zu studieren.

Manchmal ist da eine stark färbbare Substanz zu erkennen, die nicht einheitlich zusammenhängt, sondern gleichsam stäbchenbildend in der Hülle liegt (Taf. 20 Fig. 30).

Ich füge an dieser Stelle eine Textfigur (Textfig. D) ein, in welcher die Ausscheidung der Gallerte und ein langer aus dieser ausgezogener Faden durch das Ankleben von allerhand Partikeln sich kundgibt. Man sieht die Ausdehnung der Gallerte um den Körper der *Ochromonas* von ihm sich als Strang weithin erstreckend und unterwegs noch ein kleines Flagellat an sich anheftend. Die Partikel, die anhaften, sind zum Teil Fetttropfen.



Textfig. D.

Textfig. D. *Ochromonas perlata.* Gallertausscheidung mit langem Gallertfaden. *O Ochromonas perlata.* *Fl* angeklebter Flagellat. *F* Fetttropfen.

Ich habe immer nur ein Individuum der Chrysomonadinen sich in die primäre Hülle einschließen sehen. Von Copulation vor der Cystenbildung, wie Scherffel sie vermutete, habe ich keine Andeutungen gefunden. Stets fand ich die zur Cystenbildung abgekugelten Individuen einkernig und in den meisten Fällen in ihnen nur ein Chromatophor. Jedenfalls spricht das alles gegen eine isogame Verschmelzung zweier den freien Individuen etwa an der Größe gleichen Gameten. Daß in den fertigen Cysten nur ein Kern sich findet, würde ja nicht gegen eine Verschmelzung sprechen.

Was aber jedenfalls gegen Vereinigung kleiner Gameten vor der Cystenbildung spricht, ist die Größe der Cysten. Die ist im Verhältnis zur Größe der freilebenden Individuen sogar sehr beträchtlich. Sie hat mich oft im Vergleich zur zugehörigen Art erstaunt und ich habe mir den Zusammenhang überlegt. Es mag die starke Anhäufung von Reservestoffen, Fett und Leucosin vor der Encystierung eine Vergrößerung des Körpers mit sich bringen, der

in diesem Zustand von der relativ großen Cyste umhüllt wird. Nachher, nach der starken Wasserabgabe, wird der Körper kleiner und dichter gebaut, so daß in der geschlossenen Cyste der stark verkleinerte dichte kuglige Körper den Innenraum nicht mehr ausfüllt.

Daß geschlechtliche Stadien, Gameten vorkommen, möchte ich nicht für ausgeschlossen, sondern für sehr wahrscheinlich halten. Doch sind bis jetzt noch keine Andeutungen von solchen gefunden worden.

Die Substanz der besprochenen primären Hülle ist zähflüssig und klebrig. Aus ihr lassen sich Fäden ziehen, die oft an Fremdkörpern anklebend oder zwischen zwei Cysten sich ausdehnend sich sehr stark dehnen lassen (vgl. Textfig. A S. 273). Die Substanz ähnelt sehr derjenigen, welche *Ochromonas*-Arten wie andere Chrysomonadinen auch um die begeißelten Zustände ausscheiden und mit der sie an allerhand Gegenstände sich anheften oder zu größeren Gruppen sich vereinigen können (vgl. Textfig. D vorige Seite).

Im allgemeinen sind solche Substanzen wohl in der Hauptsache organischer Natur. Hier bei den Chrysomonadinen liegt aber die Möglichkeit vor, daß in ihr irgendwelche Siliciumverbindungen enthalten sind.

Silicium, das Element mit dem Atomgewicht 28, kommt in der anorganischen Natur als Kieselerde in der Verbindung Siliciumdioxyd im Quarz und Feuerstein vor. Als Silikate bezeichnet man Verbindungen des Dioxyds mit Metalloxyden. So ist Natriumsilikat das bekannte wasserlösliche Wasserglas.

Auch die Kieselsäure, welche uns hier besonders interessiert, H_2SiO_3 und H_4SiO_4 ist wasserlöslich. Sie kann als gallertige Masse vorkommen. Wie organische Substanzen kann sie als hydrophiles Kolloid auftreten und bildet dann einen amorphen, gallertigen Körper.

Eigenartig ist die Fähigkeit des Silicium, sich nach Art des Kohlenstoffes zu Substanzen zu verbinden, welche in ihrer Konstitution außerordentlich an Kohlenstoffverbindungen erinnern. So gibt es ein Siliciumchloroform $SiHCl_3$ und ein Siliciumameisensäureanhydrit.

Ich erwähne diese Tatsachen, weil sie zeigen, daß auch alle möglichen Verknüpfungen des Siliciums mit organischen Substanzen der lebenden Körper möglich wären. Wir werden daran denken müssen, wenn wir erforschen wollen, in welcher Weise in Pflanzen und Tieren Gebilde aus Kieselsäure entstehen.

Kieselsäure H_2SiO_4 spielt in Pflanzen und Tierkörpern eine große Rolle. Unter den zum Pflanzenreich gerechneten Formen sind

es vor allem die Diatomeen, deren Skelet aus Kieselsäure aufgebaut ist. Sonst sind es hauptsächlich höhere Pflanzen, von den Schachtelhalmen an, welche 70—97 Proz. Kieselsäure in ihrem Körper enthalten, bis zu Gräsern und Cypergräsern, bei welchen bis 70 Proz. der Asche aus Kieselsäure bestehen kann. In Palmen und Orchideen findet man Nadeln von Kieselsäure, bei den Bambusarten sogar Knollen von solcher.

Für das Leben der Pflanzen spielt die Kieselsäure im allgemeinen keine wesentliche Rolle. Das Element Silicium gehört nicht zu den für den Ablauf des Lebens unentbehrlichen Elementen.

Ähnlich steht es bei den Tieren, unter denen es bei Heliozoen, bei anderen Rhizopoden, vor allem unter ihnen bei den Radiolarien als skeletbildendes Element auftritt. Dann sind noch die Kieselschwämme eine Gruppe, bei denen Kieselsäure Skeletgebilde erzeugt. Bei höheren Tieren scheint sie als Skeletsubstanz niemals eine wesentliche Rolle zu spielen.

In Strassburger's Lehrbuch fand ich eine Bemerkung, daß das Silicium für Diatomeen ein unentbehrlicher Stoff sei (nach Richter).

Oltmanns gibt allerdings im II. Band seiner Morphologie und Biologie der Algen I. Aufl. S. 137 an, daß die Diatomeen wohl kaum ohne Silicium auskommen können. „Experimente freilich, welche die Unentbehrlichkeit des Si dartun, sind nicht vorhanden."

Da die Braunalgen nach Oltmanns 0,5—1,5 Proz. Kieselsäure in der Reinasche enthalten, und ebenso die Cladophoren, so haben Algen die Möglichkeit, diese Substanz aus Meer- und Süßwasser aufzunehmen. Merkwürdigerweise ist in dem Handbuch der Ozeanographie von Krümmel und Boguslowsky als Beweis für das Vorkommen von Silicium in Meerwasser nur das Vorkommen in Meerespflanzen und Meerestieren angeführt.

Tatsächlich enthält nach K. Brandt das Meerwasser in 1 Million Teile

in der Ostsee 2,3 Teile SiO_2
im Weißen Meer 9,1; 10,1—17,1
im Eismeer 14,4—17,6
im Norwegischen Meer 14,2—17,2
Indischer Ozean {
im Südchinesischen Meer 3,2
in der Malakkastraße 3,0
bei Ceylon 1,8
bei Sokotra 2,1
}
Rotes Meer 3,2; 4,4; 5,2
Suezkanal 2,7

} das sind gar nicht so unwesentliche Mengen.

Aus den Erfahrungen, welche man an Meeresalgen gewonnen hat, ist aber anzunehmen, daß Organismen selbst minimale Quantitäten chemischer Elemente aus ihrer Umgebung an sich reißen können, um ihre Bedürfnisse zu befriedigen. Bekannte Beispiele dafür sind die Speicherung von Jod und Brom im Tangen aus dem Meereswasser, das nur ganz geringe Mengen dieser Elemente im Kubikmeter enthält.

Auch im Süßwasser der Seen, der Flüsse und Bäche ist sicher genügend Silicium vorhanden, daß Protozoen es ausnützen können. Speziell gilt dies für Moorwasser; folgende Notiz beweist dies.

Daß im Moorwasser unter Umständen reichlich Kieselsäure enthalten ist und damit eine sehr günstige Gelegenheit zu starker Entwicklung von Organismen mit Kieselbildungen beweisen Angaben, welche ich einem Buch von Sandtner über bayrische Moore entnehme. Dieser Autor fand im Haspelmoor zwischen München und Augsburg 5,88 Proz., im Schleißheimer Moos 1,31 Proz. Kieselsäure. Die Analysen rühren von Pettenkofer her. Man sieht aus ihnen, daß in den verschiedenen Mooren sehr große Differenzen vorkommen.

Nun finde ich ferner in der ausführlichen Arbeit von Oswald Richter über die Ernährung der Algen aus dem Jahre 1911 zahlreiche Angaben vor allem für in Reinkulturen gezüchtete Diatomeen, die eine Abhängigkeit dieser Organismen von Silicium beweisen. Er zeigt daß „SiO_2 für die braune Süßwasserdiatomee *Nitschia palea* Kütz. zu den notwendigen Nährstoffen gehört“. Benecke hat dies nach Angabe Richter's für andere braune Diatomeen bestätigt.

Außerdem finde ich wichtige Angaben in Biedermann's vorzüglicher Darstellung der Physiologie der Stützsubstanzen in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. Da wird von den Diatomeen angegeben, daß bei ihnen die Kieselsäure offenbar ursprünglich organisch gebunden ist. Ihre Erzeugung ist offenbar ein Sekretionsprozeß. Bei den Diatomeen ist die Ablagerung der Kieselsäure nicht bloß eine mechanische Ausfüllung, sondern das „lebende“ Plasma ist bei der Erzeugung des Skelets direkt beteiligt.

Die Diatomeen liefern direkt ein Prototyp verkieselter pflanzlicher Membranen. So ist es für uns von Bedeutung, das über die Bildung der Kieselhülle bei ihnen bekannte zusammenzufassen, um für die Betrachtung der Entstehung der Kieselcysten bei den Chrysomonadinen, die geeigneten Ausgangspunkte zu gewinnen.

Schon Max Schultze hat sich bei Diatomeen mit dem Problem der Entstehung der Kieselmembran beschäftigt. Er konnte aus

Fluorkiesel dünne Kieselhäute im Laboratorium darstellen, welche ganz ähnliche Stukturen wie die Diatomeenmembranen besaßen. Er schloß daraus, daß auch die letzteren durch einen ähnlichen, rein mechanischen Vorgang entständen.

Doch erwies sich diese Annahme bei genauer Untersuchung des Vorgangs der Entstehung der Diatomeenmenbran nicht als richtig. Es zeigte sich vielmehr, daß letztere eine organische Grundlage hat und daß diese vor der Verkieselung der Membran entsteht. Nach den Untersuchungen von BAILEY und VON MOHL wird durch einen Sekretionsvorgang eine organische Substanz ausgeschieden; diese bildet die Basis, auf der Form und Struktur der Schale vorgebildet ist. Bei Lösung der Kieselsäure durch Flußsäure bleibt die organische Grundlage in voller Form erhalten.

Nach MANGIN handelt es sich in der organischen Grundlage um eine Pektinhaut, die oft verschleimt und einen gallertigen Überzug um die Zellen bildet.

VON MOHL stellt fest, daß die Kieselhülle doppeltbrechend ist. Er findet, daß bei Pflanzen verkieselte Membranen und Haare, wenn die Verkieselung erfolgt ist, nicht mehr wachsen können, also tote Gebilde sind, die Verkieselung ist ein der Bildung der organischen Grundlage nachfolgender Vorgang, entsprechend der Verholzung, der Verkorkung und Cuticularisierung. SCHÜTT findet bei Diatomeen auch eine Grundlamelle der Membran, die ein lokalisiertes Wachstum nach innen und außen erfährt. Leisten legen sich von außen an, Poren entstehen. Wenn die Verkieselung abgeschlossen ist, hört das Wachstum auf.

Charakteristisch für die Diatomeen ist die sukzessive Verkleinerung der Diatomeen bei der Teilung, in dem immer die neue Schale sich in die vorige hineinlegt. So entsteht schließlich ein zwerghaftes Geschlecht. Die Rückkehr zur Normalgröße erfolgt nur auf dem Weg über die Auxosporenbildung.

Ganz ähnlich hat sich bei Kalk- und Kieselschwämmen die Bildung der Nadeln als abhängig von organischer Grundlage erwiesen. Dort sind sogar besondere Nadelbildungszellen (Skleroblasten) nachgewiesen. In diesen, je in einer Bildungszelle entsteht der Strahl der Nadel in Gestalt kleinster Tröpfchen einer gelatinösen Substanz, aus der erst dann die mineralischen Nadeln sich bilden.

Also hier ist es die Tätigkeit lebender Zellen, die die Nadelbildungssubstanz hervorbringt, entsprechend dem „auch noch rätselhaften Sekretionsvorgang irgendeiner Drüsenzelle“ (BIEDERMANN).

Bei den Nadeln der Kieselspongien hat man innerhalb der Kieselmasse regelmäßig einen plasmatischen Achsenstrahl bemerkt. Es erfolgt also hier die Bildung von innen heraus. Bei diesen Formen beweisen Beobachtungen, daß von dem Plasma der Achsenstrahlen aus auch eine Wiederauflösung der Kieselsäure möglich ist. Das wird uns bei der Erörterung der Vorgänge bei den Chrysomonadinencysten zu beschäftigen haben.

In allen Fällen spielt also funktionierendes Protoplasma eine wesentliche Rolle bei der Bildung von solchen Skeleten. Und dieses kann sowohl vom Innern der Zelle, oder auch von außen tätig sein.

Das ist vor allem von Schütt genau bei den Dinoflagellaten beobachtet worden, bei welchen es zwar nicht ein Mineral sondern eine celluloseähnliche Substanz ist, nicht reine Cellulose, die hier auf der äußeren Oberfläche der Membran Felder, Leisten und Tafeln, auch Poren baut und umwallt; hier ist also am Bau nach Schütt extramembranöses Plasma bei dem Bau tätig.

Es war notwendig alle diese Tatsachen zu erwähnen, um die Bildung der Kieselcysten bei den Chrysomonadinen richtig zu beurteilen. Die erste Voraussetzung, daß sie ihre Cysten bauen können, ist, daß sie in ihrem Wohngewässer Silicium finden.

Jedenfalls spielt dies Element bei den Chrysomonadinen, den Formen, die uns hier beschäftigen, eine große Rolle. Damit sie normal ihre Cysten bilden können, müssen sie die Möglichkeit haben, aus ihrer Umgebung Silicium aufzunehmen.

Daß solches in genügender Menge im Meerwasser wie in allen Sorten von Süßwasser, besonders in den Mooren vorkommt, haben wir oben festgestellt. Daß in Mooren oft ganze Lagen von Kieselgur sich finden, ist auf das Vorkommen von Diatomeen und sicher auch von Chrysomonadinen zurückzuführen.

Gerade für die Cystenbildung der Chrysomonadinen spielt offenbar der kolloidale Zustand der Kieselsäure eine wichtige Rolle. In solchem tritt sie nämlich offenbar zuerst aus dem Körper dieser Organismen heraus. Die erste dünne Hülle, die sich als dünnes Häutchen nach Abscheidung der zarten Gallertschicht um die abgekugelte Chrysomonadine legt, ist noch weich und leicht deformierbar. Ich konnte nicht mit Sicherheit feststellen, ob sie aus kolloidaler Kieselsäure oder einer organischen Siliciumverbindung besteht. Daß sie Silicium enthält, geht daraus hervor, daß sie in die alsbald entstehende starre Kieselhülle aufgeht.

Eigenartig ist die Beobachtung, daß diese erste Hülle, auch

wenn sie sich in der Gegend, in dem der Kern liegt, also am oberen oder vorderen Ende zu einem stumpfen Kegel auszieht, keinerlei Öffnung erkennen läßt, so daß zunächst keine Verbindung mit dem intracystären Protoplasma vorhanden ist. An meinem konservierten Material suchte ich vergebens nach irgendeiner Spur eines Porus. Leider hatte ich zu der Zeit kein frisches Material, als die Frage an mich herantrat. Ich hoffe im Lauf dieses Sommers noch zu einer Klärung an lebendem Material zu gelangen.

An konserviertem Material habe ich aber mehrmals eine Andeutung gefunden, die darauf hinweist, daß der Porus sich sekundär bildet. Ich fand an der Kuppe des Kegels eine scharfe Linie, welche die Kuppe des Kegels genau in der Region abschnitt, in der später sich der glatte Rand der Öffnung der Mündungsröhre sich findet. Da, wie wir oben erwähnten, vom Plasma aus die Kieselsubstanz auch gelöst werden kann, lag die Möglichkeit nahe, daß in der einheitlichen, geschlossenen dünnen Cystenwand nachträglich ein Porus geöffnet wird. Daß in der noch geschlossenen, noch dünnen einkonturigen Wand der Cyste schon Kieselsäure wahrscheinlich in irgendeiner festen Form vorhanden ist, zeigt meine Beobachtung, daß im Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nikols schon in diesem Stadium die dünne Membran aufleuchtet, also doppeltbrechend ist.

Meist ist schon im Zustand der dünnen Wandung der Porus offen und liegt an der Stelle, die vorher geschlossen war. Bis dahin war die Cystenwand noch weich und deformierbar; also noch in gelatinösem Zustand.

Während bis zu dem geschilderten Stadium die Vorgänge bei allen von mir untersuchten Arten gleichmäßig verlaufen, wird es geeignet sein, von jetzt ab den *Chromulina*-Typus von dem *Ochromonas*-Typus zu unterscheiden.

1. *Chromulina*-Typus.

Wir wollen bei dessen Schilderung zunächst von *Chromulina freiburgensis* Dofl. ausgehen; bei dieser Art wurden alle wichtigen Stadien beobachtet. Einzelheiten werden durch Beobachtungen an anderen Arten der gleichen Gruppe ergänzt werden.

Bei dieser Art war bei vielen Individuen im Leben und an konservierten Präparaten der Abkugelungsvorgang zu beobachten. Taf. 15 Fig. 22 u. 29 zeigen diese Phasen, wobei das lebende Individuum noch die Geißel besitzt, während in Fig. 29 diese schon verloren ist.

Nach der Abkugelung bildet sich zunächst eine dünne, einkonturige Hülle, welche vollkommen kuglig ist und den ganzen

Körper gleichmäßig umhüllt. Diese Hülle ist noch weich und offenbar noch nicht verkieselt. Jedenfalls zeigt sich im Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nikols noch keine Spur von Aufleuchten. Fig. 23 zeigt dies Stadium im lebenden, Fig. 30 u. 31 im konservierten Zustand. Aus Fig. 23 kann man auch entnehmen, daß die ganze Hülle von einer Lage Protoplasma umschlossen ist, welche kontraktile Vakuolen enthält. Es ist dies das extracystäre Protoplasma, dem offenbar bei der Fertigstellung der Cyste eine wichtige Rolle zufällt.

Schon in diesem Stadium kann sich der Plasmakörper mehr oder weniger stark von der Cystenhülle zurückziehen. Noch ist die Cyste ganz gleichmäßig kugelförmig und noch keine Andeutung der Mündungsregion zu erkennen.

Noch vor dem Sichtbarwerden der doppelten Kontur tritt der stumpfe Kegel hervor, der die Anlage des Mündungstrichters ist. Zu gleicher Zeit ballt sich am entsprechenden Pol das extracystäre Plasma stärker an. Ich habe aus den Präparaten den Eindruck gewonnen, daß die Kegelbildung sich allmählich vollzieht, indem der Umriß langsam vorwächst. In diesem Stadium muß also die Hüllschicht noch plastisch sein. Die Fig. 33, 34, 35 u. 38 der Taf. 15 zeigen verschiedene Schritte der Entstehung des Kegels. Es ist nicht ausgeschlossen, daß an dieser Stelle auch noch einmal eine Erweichung der Hülle erfolgt.

Ich habe schon oben erwähnt, daß man anfangs nichts von einem offenen Porus wahrnehmen kann. Während der Bildung des Kegels ragt ein Fortsatz des Protoplasmas in den Pol der Cystenkugel hinein. Ich hatte den Eindruck, daß durch diesen Plasmafortsatz eine erweichende und modellierende Wirkung auf den Kegelpol der Cystenwand ausgeübt wird, und daß so allmählich der Kegel entsteht.

Dieser Plasmafortsatz mag auch die Auflösung des Deckelabschnitts veranlassen, der, wie oben beschrieben, in so eigenartiger Weise den Porus entstehen läßt. Ich habe den entstehenden Spalt beschrieben, der z. B. in Fig. 26 u. 27 der Taf. 19 deutlich sichtbar ist. Auch Fig. 27 der Taf. 18 zeigt das entsprechende. Ob der Deckel abgeworfen oder allmählich gelöst wird, ist vorläufig noch nicht entschieden. Wenn der Porus entstanden ist, meist aber schon vorher, wird die Cystenwand doppeltkonturiert; sie nimmt eine ganz gleichmäßige Dicke von weniger als 1 μ an. Schon während der Ausbildung erhärtet die Cystenwand und zeigt eine allmählich verstärkte Doppeltbrechung. Im Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nikols zeigt sich ein zunächst schwaches Aufleuchten der Cysten-

wand, das später stärker wird und außer der Wand der Cysten den Mündungstrichter und den Pfopfen ergreift.

Durch diese Beobachtungen ist also festgestellt, daß die Cystenwand zuerst aus nicht doppelt brechender organischer Substanz vorgebildet und nachträglich mit Kieselsäure durchsetzt wird. Dabei tritt eine doppeltlichtbrechende Struktur auf.

Sowie die Wand doppelt konturiert geworden ist, und der Porus sich geöffnet hat, tritt offenbar noch mehr Protoplasma aus dem Cysteninnern an die Oberfläche. Jedenfalls findet sich bei den Präparaten jetzt sehr reichlich extracystäres Protoplasma, während vorher die Schicht ziemlich dünn war. Vor allem in der Polregion häuft es sich beträchtlich an.

Wie die Cyste von vornherein vom Plasma ausgeschieden war und zwar auf der Außenfläche des entocystären Plasmas, so ist offenbar das ectocystäre Protoplasma eine notwendige Voraussetzung der weiteren Bautätigkeit an der Außenseite der Cyste.

In diesem extracystären Protoplasma kommt es nun zu sehr eigenartigen Vorgängen. Es treten in ihm kontraktile Vakuolen auf, welche meist in der Mehrzahl vorhanden sind; es sind ihrer 1—2, oft sogar 4—7. Sie pulsieren rhythmisch, wie die endoplasmatischen Pulsblasen und es ist ersichtlich, daß sie Flüssigkeit aus dem Körper herauspumpen. Bei der Cystenbildung von allen möglichen Protozoen hat man eine solche Tätigkeit der kontraktilen Vakuolen beobachtet. So bei Rhizopoden und Ciliaten. Man hat es immer als ein Auspumpen von Wasser aus dem bei der Encystierung sich verdichtenden Körperplasma angesehen. Die Plasmamasse in der Cyste wird durch diesen Vorgang kleiner und dichter.

Scherffel hat in seiner so schönen, an neuen Befunden so reichen Arbeit von 1911 auch die Cystenbildung der Chrysomonadinen. genau beschrieben. Er hebt die Bedeutung des Porus besonders hervor. Schon vor ihm hatten Cienkowsky (1890), Klebs (1892) und Zacharias (1894 u. 95) ihn gesehen, ihn aber in seiner Bedeutung nicht erkannt. Scherffel bezeichnet ihn mit Recht als ein besonderes Kennzeichen der Chrysomonadinen. Er weist vor allem auf die Beweiskraft des Vorkommens dieser charakteristischen Cysten mit ihrem Porus für die Zugehörigkeit zu den Chrysomonadinen hin. Er hat gleich davon Gebrauch gemacht und die farblosen Gattungen *Oicomonas* und *Monas*, jene tierisch sich ernährenden und bisher für tierische Flagellaten gehaltenen Formen für Angehörige der Gattungen *Chromulina* und *Ochromonas* erklärt. Wie aus den in dieser Arbeit mitgeteilten eigenen Beobachtungen hervorgeht,

konnte ich seine Beobachtungen und Annahmen bestätigen. Ebenso findet Scherffel, daß die Gattung *Anthopysa* eine farblose Chrysomonadine ist.

Scherffel hat nun ferner auch schon Cysten mit kleinen Röhren am Porus beobachtet, während andere Arten nur eine einfache im Niveau der Cystenoberfläche liegende Öffnung haben (*Mallomonas acaroides*; *Hydrurus)*.

Die Meinung Scherffel's, daß der Porus die Austrittsöffnung für den auflebenden Körper der Chrysomonadine ist, kann ich durch Beobachtung des Ausschlüpfens bei *Chromulina*-Arten bestätigen. Die von Scherffel abgelehnte Meinung von Klebs, daß der Porus im Dienst des Stoffaustauschs während der Ruheperiode stehen, kann ich nicht so vollkommen zurückweisen wie er. Zwar habe auch ich den Verschlußpfropfen beobachtet, der aber den Porus nicht dicht verschließt. Ich habe ferner in vielen Fällen während längerer Cystendauer eine starke Abnahme der Körpermasse beobachtet, so daß ich zur Meinung gelangte, daß der Pfropfenverschluß nicht in allen Fällen genügend dicht ist, um den Stoffwechsel vollkommen zu verhindern, ja auf das Minimum einzuschränken, welche wir sonst beim Encystieren zu beobachten oder doch zu postulieren pflegen.

Scherffel bestätigte nun bei *Chrysamoeba* und *Chromulina nebulosa* die Beobachtungen Cienkowsky's über die Anhäufung extracystären Protoplasmas in der Region des Porus und das Auftreten kontraktiler und anderer Vakuolen in diesem amöboid beweglichen, oft Pseudopodien ausstreckenden polaren Plasmalappen. Speziell bei *Chrysamoeba* betont er das schaumige Aussehen dieses extracystären Plasmas und die Kontraktilität der Vakuolen. Trotzdem glaubt er ihre Kontraktilität nicht mit derjenigen der normalen pulsierenden Vakuolen idenfizieren zu dürfen. Er ist vielmehr der Meinung, daß diese extracystären Vakuolen der sichtbare Ausdruck der lebhaften Stoffumlagerungen seien, „wie sie wohl die Ausbildung der Cyste notwendigerweise mit sich bringen dürfte“.

Ich möchte mich dieser Deutung nicht anschließen. Es ist kein Anlaß, eine so starke Flüssigkeitsbildung und Ausscheidung bei den chemischen und eventuell kristallisierenden Vorgängen bei der Cystenbildung anzunehmen, wenn sie auch eine Rolle spielen mag. Näherliegend scheint mir die Annahme, daß der Cystenporus nicht groß genug ist, um die reichliche Flüssigkeit auszupumpen, welche zur Verdichtung des Cystenprotoplasmas aus diesem heraus muß und daß dazu die Vermittlung des extracystären Protoplasmas herangezogen wird.

Ich konnte nun bei meinen Chromulinencysten stets diese Vor-

gänge im einzelnen verfolgen. Ich konnte feststellen, daß das ectocystäre Protoplasma allmählich abnahm und schließe mit Cienkowsky und Scherffel, daß es jedenfalls zum Teil in die Cyste zurückkehrt. Aber nicht selten fand ich solches auch noch nach Schließung der Cyste noch an deren Außenseite haften. Speziell die Beobachtungen an den Ochromonascysten geben mir Anlaß zur Annahme, daß noch nachträglich, nach Verschluß der Cyste an ihrer Außenwand weiter gebaut wird. So wird denn schließlich noch der Rest des ectocystären Protoplasmas durch den Verschluß des Porus kernlos werden und absterben.

Bei den *Chromulina*-Cysten erfolgt auch noch weiteres Wachstum an der Mündungsröhre. Wir sehen offenbar unter dem Einfluß des extracystären Plasmas um die anfangs dünnwandige Mündungsröhre einen aus Kieselsäure bestehenden Verstärkungsring sich legen. Auch eine trichterförmige Erweiterung des Mündungsrandes kommt bei manchen *Chromulina*-Arten vor.

Besonders eigenartig war die Entstehung des Pfropfens der Cyste bei *Chromulina freiburgensis* zu verfolgen. Aus meinen gesamten Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, daß dieses Kieselsäuregebilde aus zwei Bildungszentren hervorgehen, von denen das eine entocystär, das andere ectocystär ist.

Die Verbindung mit der äußeren Plasmamasse war stets deutlich zu erkennen; auch die innere war nicht zu verkennen; oft war besonders bei den konservierten Cysten unterhalb des Porus eine deutliche stark sich färbende zapfenförmige Plasmaverdichtung festzustellen.

2. Der *Ochromonas*-Typus.

Während bei allen *Chromulina*-Arten die Cystenwand außen glatt und fortsatzlos war, fand ich die meisten *Ochromonas*-Cysten auf der Außenwand mit Stacheln bedeckt, welche spitz, stumpf oder sogar etwas verästelt sein konnten. Auch waren die Mündungstrichter bei dieser Gattung oft sehr reich ausgestaltet und viel komplizierter als bei den Chromulinen. Doch fand ich auch einige *Ochromonas*-Arten mit glatten äußeren Cystenwänden und Chromulinen mit etwas komplizierteren Mündungstrichtern.

Auch bei den Arten von *Ochromonas* war nach der Abkugelung zuerst die Bildung der einkonturigen dünnwandigen Cystenhülle zu bemerken. Bei dieser Gattung war vor allem oft die vorherige Entstehung der primären Hülle mit ihrer gallertartigen Masse in den Einzelheiten zu verfolgen. Bei ihnen konnte ich auch in den letz-

teren Strukturen erkennen, die vielleicht bei genauerer Untersuchung noch eine größere Bedeutung gewinnen.

Auch bei den *Ochromonas*-Arten sah man an der einschichtigen ersten Lage der Cyste die Bildung des porenlosen stumpfen Endkegels. Gerade bei ihnen konnte ich klar die Abgrenzung des Deckelchens feststellen, der wahrscheinlich abgetrennt und wohl aufgelöst wurde. Fig. 27 auf Taf. 18 zeigt dies bei *O. fragilis*, Fig. 26 u. 27 der Taf. 6 bei *O. crenata*.

Sobald die Cystenwand doppelt konturiert wird, erweist sie sich auch hier als doppeltlichtbrechend. Bei *Ochromonas crenata* war der Mündungskegel noch einkonturig und geschlossen, als die übrige Cystenwand schon doppelt konturiert und fest geworden war.

Das ectocystäre Protoplasma war bei letzterer Art stark entwickelt und in ihm gingen die gleichen Vorgänge vor sich, die ich bei den *Chromulina*-Cysten beschrieb. Wie bei den anderen *Ochromonas*-Arten waren im ectocystären Plasma mehrere kontraktile Vakuolen tätig, fanden sich in ihm reichlich Fetttropfen und selbst Leucosinmassen. Fig. 23 auf Taf. 18 zeigt sogar das Hinausragen eines Teils eines Chromatophors in das ectocystäre Protoplasma, was einer Angabe von Scherffel für eine der von ihm beobachteten Formen entspricht. Vielfach war sehr deutlich der Protoplasmapfropfen, der den inneren Teil des Pfropfens bildet, besonders deutlich in den konservierten Präparaten durch Färbung ausgezeichnet. Dabei erschien mir wahrscheinlich, daß er auch am Bau der Mündungsröhre beteiligt ist (Taf. 18 Fig. 35 b u. c, Taf. 19 Fig. 30 u. 31).

Sehr bemerkenswert ist schließlich der allmählige Aufbau des Mündungstrichters und der auf der Außenwand der Cyste aufragenden Stacheln. Wenn die Mündungsröhre zu einem cylindrischen Gebilde vorgewachsen ist, ist ihr Wachstum und ihr struktureller Aufbau damit noch nicht abgeschlossen. Es bildet sich um sie herum ein oft recht weit ausladender M ü n d u n g s t r i c h t e r, der aus einer dünnen Lamelle aus Kieselsäure besteht. Auch er erweist sich im Polarisationsmikroskop als doppeltlichtbrechend.

Das Merkwürdigste ist aber seine Entstehungsweise. Ich fand in meinen Präparaten alle möglichen Entwicklungsstadien dieses eigenartigen Gebildes. Die Fig. 29, 33, 33 a u. b der Taf. 18 zeigen an der Cyste von *Ochromonas fragilis* die Anlage dieses Rings, der auch alsbald sich als doppeltlichtbrechend erweist. Er wächst allmählich zu einer zarten, dünnen Lamelle aus, die nach und nach wie ein Kelch sich um die Mündungsröhre legt und diese weit und bauchig umfaßt (Fig. 34—38, auch Taf. 17 Fig. 18—21 bei *Ochromonas vaso-*

cystis). Merkwürdig ist dabei die fortgesetzte Tendenz, am Rand weiter zu wachsen, die oft in einem früheren oder späteren Stadium stehen bleibt. Oft hat die fertige Cyste einen Mündungstrichter mit glattem, geradem Rand (Taf. 18 Fig. 35); nicht selten aber ist er gewellt oder sonstwie deformiert.

Man hat nicht selten den Eindruck, als habe die im extracystären Protoplasma enthaltene Siliciummenge nicht ausgereicht oder als sei sogar ersteres an Masse nicht ausreichend gewesen.

Ganz ähnliche Bildungsstadien und auch Anomalien ließen sich an der Cyste von *O. crenata* auffinden. Da war die allmähliche Ausbildung des Mündungstrichters ganz besonders klar zu übersehen. Auch hier sieht man als Anfang den Ring sich um die dünne Mündungsröhre legen (Taf. 19 Fig. 32); er verstärkt sich und bleibt in Verbindung mit der Basis der Mündungsröhre, von der er sich allmählich urnenförmig abhebt (Fig. 33, 34, 35, 36 u. 37). Die Entwicklung der Urne zeigt alle möglichen Variationen. Bald biegen sich ihre Ränder nach innen und schaffen eine relativ enge Öffnung (Fig. 38), bald krümmen sie sich mehr oder weniger stark nach außen (Fig. 37 u. 39), bald steigen sie steil in die Höhe (Fig. 47). Stets sieht man die Mündungsröhre selbst in den Trichter hineinragen und da einen inneren Ring bilden (Fig. 34—37, 45 u. 46, 39, 50 u. 51). Eigenartig ist die Fig. 44, bei der der primäre Ring gleich wagrecht weit ausladend sich anlegt.

Außerordentlich mannigfaltig ist auch bei *O. crenata* die Ausbildung des Randes der Urne. Er kann zwar knapp sein (Fig. 41 bis 43). Er kann unvollkommen, fast korrodiert erscheinen (Fig. 40, 50, 48); und schließlich kann er sich ganz exzessiv entwickeln und gar einen tiefen Umschlag nach unten bilden (Fig. 49).

So kann die Cyste ganz außerordentlich verschieden aussehen, und man hat durchaus den Eindruck, daß die Quantität der zur Verfügung stehenden Kieselsäure für den Abschluß der Bildungen maßgebend ist. Wahrscheinlich verbraucht sich auch das Protoplasma selbst bei den Bildungen; man sieht nicht selten, wenn der Pfropfen fast fertig ist, nur ein kleines Stückchen Protoplasma am Ende des Mündungstrichters sitzen (Taf. 19 Fig. 10, Taf. 18 Fig. 33).

Nicht minder eigenartig ist die Variabilität der Stachelbildungen und ihre Entwicklungsgeschichte. Ich habe schon geschildert, wie zuerst die organische Grundlage der Hülle sich ausscheidet. In dieser sieht man im Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nikols zuerst am äußeren Rand ein leichtes Aufleuchten, dann, wenn die Doppelkontur ausgebildet ist, leuchtet die ganze Membran.

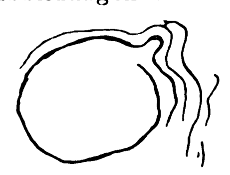
An ihr treten dann einzelne Punkte, kleine Körnchen, auf, die auch leuchtend werden, die den Ausgangspunkt für die Bildung der Stacheln darstellen. So bei *Ochromonas fragilis* in Fig. 32 der Taf. 18. Fig. 33 zeigt das anschließende Stadium, wo jedes Korn schon ein feines Spitzchen zeigt. Die Fig. 34, 35—38 lassen den allmählichen Zuwachs in der Länge und Breite erkennen, wobei das Längenwachstum vorangeht, das Dickenwachstum nachfolgt. Zum Schluß lagert sich immer noch Kieselsäure an, verursacht Verzweigung oder Verbreiterung des Stachelendes und jene eigenartigen Einbuchtungen, welche für die Cystenstacheln von *O. fragilis* charakterisch sind. Ähnliches ist bei *O. crenata* zu beobachten, wo aber die Stacheln schließlich spitz werden.

Auch da zeigt uns Fig. 33 der Taf. 19 erste Andeutungen der Stachelbildung. Von Bedeutung ist dies Bild, wie auch die Fig. 23 der gleichen Tafel und Fig. 25 der Taf. 20, weil sie in Tropfen- und Stäbchenform erstes Auftreten der Kieselmasse für die Stachelbildung zeigen.

Ganz besonders zierlich und zart gebaut sind die sternförmigen Cysten von *O. stellaris*. Da geben die konservierten Präparate ein eigenartiges Bild von einer noch formlosen Grundmasse, aus der man die dort sehr regelmäßigen und gleichmäßigen Stacheln entstehen sieht (Taf. 21 Fig. 12).

Wie bei den Mündungstrichtern zeigt sich auch bei den Stacheln die eigenartige Unregelmäßigkeit in Form und Masse, die Verschiedenheiten des Abschlusses des Aufbaus, die ich auf den Verbrauch des zur Verfügung stehenden Baumaterials zurückzuführen geneigt bin (Taf. 21 Fig. 13—17).

Damit ließen sich eventuell mir sonst nicht ganz verständliche Abbildungen von Chrysomonadencysten Scherffel's erklären. Auf Taf. 16 im 22. Band des Archivs für Protistenkunde bildet dieser gute Beobachter in Fig. 14 u. 15 eigentümliche Längsleisten, in Fig. 39 u. 40 merkwürdig asymmetrisch an der Unterseite der Cyste hervorragende, selbst unregelmäßig verzweigte Stacheln ab. Ich habe solche Bildungen bei Chrysomonadinencysten niemals beobachtet. Sollten es nicht, da die Funde ganz vereinzelt waren, während ich meine Cysten immer zu hunderten fand, bei Scherffel unnormale Gebilde gewesen sein, welche aus Mangel an Kieselsäure nicht zur vollen Ausbildung ihres Stachelgewandes gelangt waren?



Textfig. E.
Abnorme Kieselbildung bei einer verletzten Cyste. Überschußproduktion?

In diesem Zusammenhang möchte ich auch auf die seltsame Mißbildung an einer Cyste einer *Chromulina* hinweisen, welche in Textfig. E dargestellt ist. Hier war offenbar die Cyste während ihrer Entwicklung verletzt worden. So ging die Weiterentwicklung abgeändert vor sich und es lagerten sich nacheinander mehrere Lagen von Kieselmembranen ganz unnormal an. Dies weist auf Möglichkeiten hin, die Fragen der Cystenbildung experimentell zu prüfen.

Überblicken wir die Vorgänge der endogenen Bildung der Cysten bei den Chrysomonadinen, so haben wir in ihnen offenbar jenes gleiche Zusammenarbeiten organischer und anorganischer Kräfte vor uns, wie wir sie stets bei ähnlichen zum Teil aus Mineralstoffen aufgebauten Stützsubstanzen bei Pflanzen und Tieren feststellen. Man glaubt ein Zusammenwirken von Kristallisationstendenzen und organischen Bildungskräften festzustellen, welche ein ebenso reizvolles als zweckmäßiges, lebenerhaltenes Kunstwerk erzeugt.

Literaturverzeichnis und Tafelerklärung folgt am Schlusse der folgenden Arbeit.

Untersuchungen über Chrysomonadinen.

IV. Über einige aus dem Schwarzwald stammende, dort noch nicht bekannte oder neue Chrysomonadinen.

Von

F. Doflein (Breslau).

(Hierzu Tafel 22 und 2 Textfiguren.)

Einige in die beiden in der vorigen Arbeit behandelten Gattungen *Chromulina* und *Ochromonas* nicht gehörige Formen, die ich im Schwarzwald fand und über welche einiges zu berichten ist, sollen in diesem kleinen Beitrag besprochen werden, da sie mit Arten, die im Teil III schon erörtert sind, auf der Taf. 22 abgebildet sind.

Es ist merkwürdig wieviel neue Arten aus dieser Ordnung beschrieben werden müssen, sowie man eine noch nicht durchforschte Gegend sorgfältig absucht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß wir vorläufig die Variabilität der Chrysomonadinenspezies noch unterschätzen. So ergeben sich noch viele interessante Aufgaben bei diesen bisher noch vernachlässigten Organismen. Einiges davon wird noch aus dem riesigen Material, welches meine Präparate enthalten, sich verfolgen lassen; so die Größenvariation der freien Formen, die Verschiedenheit in Größe und Form ihrer Chromatophoren, das Ausmaß ihrer Plasmabeweglichkeit, das schon von Scherffel angeschnittene Problem der Konstanz der Geißelzahl.

Auch die Cysten bieten noch mancherlei zu lösende Probleme. Ihre Wachstumsverhältnisse, die Verschiedenheiten der Dimensionen

bei der gleichen Art, der verschiedene Abschluß der Ausbildung der Cysten usw. Und von wieviel Arten kennen wir die Entwicklung der Kolonien noch nicht, das Vorkommen von begeißelten Schwärmern, das Fehlen von solchen, die Übergänge zur rhizopodialen Bewegung und zur tierischen Ernährung. So wird jeder neue Beitrag, auch die kleinen Notizen, die ich hier anschließe, wertvoll.

Lepochromulineae.

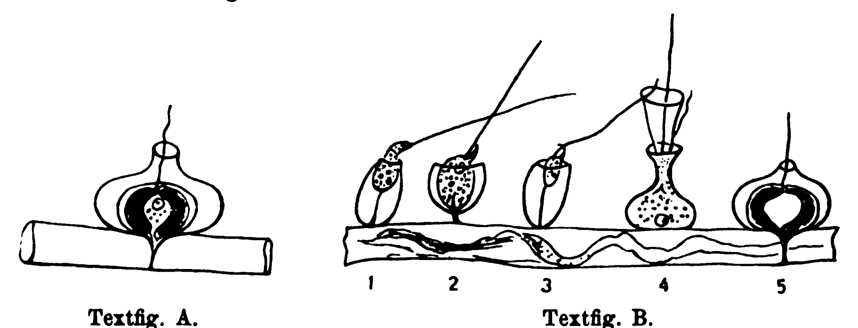
Aus dieser Familie fand sich eine Anzahl von Formen, von denen ich einige beschreibe.

1. Gattung: *Chrysopyxis* Stein.

Diese Arten haben ein zartes Gehäuse, welche mit zwei Schenkeln auf Algenfäden sitzen. Das Gehäuse verengt sich vorn zu einer gerade abgestutzten Mündung, die verschieden gestaltet sein kann. Zelleib mit einer Geißel oder einem feinen Pseudopodium versehen. Chromatophoren ein oder zwei. Kontraktile Vakuolen 1—2. Längsteilung.

Chrysopyxis urnula n. sp.

Diese Art fand ich in Moortümpeln des Schwarzwalds auf Algenfäden, oft gleichzeitig mit zahlreichen anderen Mastigophoren. Die breite bauchige Gestalt des Gehäuses unterscheidet sie von den



Textfig. A. Textfig. B.

Textfig. A. *Crysopyxis urnula* Dofl. Vergr. 800.

Textfig. B. *Chrysopyxis urnula* Dofl. auf Spirogyrafaden neben einigen farblosen Flagellaten. Vergr. 600.

anderen bisher beschriebenen Arten. Sie umfaßt den Algenfaden mit ihren zwei Schenkeln. *Ch. urnula* ähnelt *C. bipes* ist aber viel breiter als diese Art und die Mündung sitzt auf einem kurzen Hals des Gehäuses. Zwei Chromatophoren legen sich an die Seitenwände des Körpers an. Die Geißel ist relativ kurz. Der Kern ist

im Leben gut zu sehen (Textfig. A). Ein Algenfaden bedeckt mit einer Reihe farbloser Flagellaten neben der *Chrysopyxis* ist daneben abgebildet (Textfig. B).

Gattung: *Lepochromulina* Scherffel.

Im Moorwasser des Schwarzwalds bei Hinterzarten fand ich in Gallerte eingebettet, auch ohne solche an Algen und im feinen Diatomenschlamm Vertreter dieser Gattung, die ich auch für die zwei von Scherffel beschriebenen Arten halten muß; denn die eine Form hatte ungestielte, die andere gestielte Gehäuse. Die Gehäuse sind allerdings bei den von mir gefundenen Exemplaren und zwar bei beiden Arten im Bau regelmäßiger, nicht so stark unten ausgebaucht, als es die Abbildungen von Scherffel angeben. Meine Exemplare hatten je ein grüngelbes, meist muldenförmiges Chromatophor. Die einzige Geißel ragt kaum über die kreisförmige Mündung des Gehäuses heraus. Ich habe nicht wie Scherffel gelegentlich neben der Hauptgeißel eine kleinere Nebengeißel erkennen können; sollte es sich bei ihm nicht um die erste Andeutnug der Teilung, das Auftreten der hervorwachsenden Geißel des Tochtertiers gehandelt haben? Beide Arten fand ich im Schwarzwald in nicht allzu großer Individuenzahl.

Lepochromulina bursa Scherffel (Fig. 27 Taf. 22).

Die Größe des Gehäuses stimmt gut mit den Maßen Scherffel's, der 6 μ angibt, ich maß 7 μ. Die Größe des Körpers betrug auch bei meinem Fund 4 μ. Das Gehäuse zeigte an der Basis eine auffallend glatte, gleichmäßige Verdickung.

Gerade bei dieser Art, bei der Scherffel die merkwürdigen Excretkörnchen beschreibt, welche er schon bei *Chrysostephanosphaera* fand, vermißte ich sie; das ist vielleicht insofern nur ein Zufall, als ich bei dieser Art nur frisch angesetzte Individuen fand. Ich konnte gleich Scherffel mit Sicherheit das Vorhandensein nur eines Chromatophors feststellen. Stigma fehlte.

Lepochromulina calyx Scherffel.

Diese Art fand ich nun stets von den Excretkörnern umgeben: auch oft fand ich in solchen Excretmassen leere Gehäuse. Die Maße fand ich auch ganz ähnlich den von Scherffel festgestellten. Das Gehäuse 15—17 μ hoch, den Stiel davon 4—5 μ Höhe, 2 μ Dicke erreichend. Die stempelförmige Verbreiterung des Stiels fand

ich nicht in allen Fällen. Der Körper hat auch bei meinen Exemplaren die gleichen Maße, die SCHERFFEL angibt.

Auch ich fand stets nur ein Chromatophor, kein Stigma und Fetttröpfchen im Protoplasma (Taf. 22 Fig. 26). Wie ich schon oben erwähnte, ragte die kaum mehr körperlange Geißel kaum aus dem Gehäuse hervor. Auch ich habe bei keiner der beiden Arten animalische Nahrungsaufnahme beobachtet, aber ebenso wie SCHERFFEL halte ich sie auch bei dieser Gattung für möglich. Aber ich möchte mich doch nicht seiner Meinung anschließen, daß alle Chrysomonadinen, welche keine feste Hülle haben, gelegentlich sich tierisch ernähren; denn ich habe auch bei *Chromulina-* und *Ochromonas-*Arten oft Tausende von Individuen bei einer Art durchgemustert, ohne daß eine einzige eine Nahrungsvakuole gezeigt hat. Man muß doch die Tatsachen für jede einzelne Art feststellen.

SCHERFFEL's Bemerkungen über die Unwesentlichkeit der Geißelzahl für die Systematik der Mastigophoren möchte ich auch nicht ohne weiteres billigen. Da liegen die Fälle verschieden und müßten einzeln geprüft werden.

Chrysococcocystis nov. gen.

Eine Form, die ich im Schwarzwald in Moortümpeln fand, kann ich in den beschriebenen Gattungen nicht unterbringen, bin daher genötigt eine neue Gattung aufzustellen, obwohl mir kein sehr reichliches Material zur Verfügung stand. Es ist eine zwischen Diatomeen am Boden des Wassers stehende, nicht angewachsene Form, mit einem zarten Gehäuse, das etwa einem Glaskolben gleicht, einen zarten, ziemlich kurzen Hals besitzt. In diesem befindet sich ein kugliger, chromulinenähnlicher Körper mit einem relativ großen goldgelben Chromatophor und mit einer Geißel. Die Gattung gehört wohl zu den Lepochromulineae.

Chrysococcocystis elegans n. sp. (Taf. 22 Fig. 46).

Die einzige Art, die ich bisher fand, hat eine Größe von 7 m, wovon zwei auf den Hals fallen, der Querdurchmesser des Gehäuses beträgt 5 μ. Am Vorderende entspricht eine über körperlange Geißel, die beträchtlich aus der Halsröhre hervorragt. Am Vorderende befinden sich zwei kontraktile Vakuolen. Das breite, muldenförmige Chromatophor mit seinen breiten Umschlagrändern ist goldgelb.

Ein Vergleich der Art mit *Lepochromulina* wäre möglich; aber ihr fehlt vollkommen die für diese Gattung charakteristische Ausscheidung

der kugligen Excretkörnchen, welche für jene Art so charakteristisch ist. Auch die Form der Hülle ist anders, es fehlt die Verdickung an der Bodenseite.

Isochrysidineae Pascher.

Gattung: *Syncrypta* Ehrenberg.

Syncrypta volvox Ehrenberg (Taf. 22 Fig. 30).

Die von mir gefundene Form, welche ich vorläufig hier einfüge, habe ich nicht im Leben beobachtet und fand sie nur im konservierten Präparat. Ich bin nicht ganz sicher, ob ich wirklich die *Syncrypta volvox* vor mir hatte oder etwa eine andere Art der Gattung, oder was auch nicht unmöglich eine neue Gattung.

Bei meinem Material fehlte die Gallertkugel, welche nach der Beschreibung die Kolonie umgibt. Ferner war die Zahl der die Kolonie zusammensetzenden Individuen nicht 16, wie bei *Syncrypta* und *Pandorina*, mit welch letzterer die *Syncrypta*-Kolonie gewöhnlich verglichen wird. Auch muß ich hervorheben, daß ich in manchen der Individuen nur ein Chromatophor mit Sicherheit nachwies und daß auch bei den anderen nicht sicher zwei Chromatophoren sicher zu stellen waren. Die kleinen Stäbchen, welche jedes Individuum der Kolonie in eigener Gallertschicht überziehen, sind lang und gebogen.

Mit aller Mühe konnte ich auch nur je eine Geißel bei jedem Individuum auffinden.

Wenn ich trotz aller dieser Unterschiede die Form hier einfüge, so liegt das daran, daß ich keine neue Gattung auf die wenigen nur in konserviertem Zustand beobachteten Exemplare aufstellen möchte. Ferner könnte es sich um eine jugendliche Kolonie handeln. Wenn die Form wirklich eingeißlig wäre, wäre sie ja sicher ganz wo anders hinzuweisen.

Lepochromadineae Pascher.

Dinobryon cylindricum var. *palustre* Lemmermann (Taf. 22 Fig. 33).

Zu den Ochromonadales gehören jene mannigfaltigen, gehäusebildenden Arten der Gattungen *Sertularia, Dinobryon, Epipyxis* usw., die Kolonien bilden, die Bäumchen und Stöckchen gleichen. Merkwürdigerweise fand ich in den Mooren des Schwarzwalds relativ selten Vertreter dieser Gruppe. Auch muß ich gestehen, daß ich angesichts der Massen von interessanten Formen, die ich damals



studieren durfte, weniger auf diese Gattungen achtete, deren ja in den Weihern und Seen, auch in den Bachtümpeln des Schwarzwalds natürlich viele Arten und Variationen dieser in ihrer Art natürlich auch sehr interessanten Formen vorkamen. Ich erinnere mich in dem Plankton des Titisees und der kleineren Seen des Feldberggebiets manche interessante Form gesehen zu haben, ohne allerdings die Zeit zu finden, sie genauer zu studieren und durch Zeichnungen festzulegen. Vielleicht bringt mir eine spätere Zeit noch eine ausgiebige Nachlese.

Ich erwähne hier nur eine Art aus einem der kleineren Tümpel bei Hinterzarten, die ich auf Fig. 33 der Taf. 22 abgebildet habe. Diese Art mit ihren zwei stark in der Länge verschiedenen Geißeln, ihrem ovalen, stark gelben Chromatophor und einem roten, stark hervorleuchtenden Stigma am Vorderende scheint mir mit dem *Dinobryon cylindricum* und zwar der var. *palustre* Lemmermann übereinzustimmen.

Sie hat das sperrige Gehäuse dieser Art, gespreizte Kolonien. Die Einzelgehäuse sind zylindrisch, nach unten kegelförmig verschmälert, mit scharfen Ecken am Beginn des Kegels. Die Mündung ist etwas ausgebaucht und so erweitert. Die Gehäuse sind allerdings kleiner, als sie Lemmermann beschreibt, nur 80—90 μ lang, der Endkegel auch kürzer als er ihn abbildet. Jedenfalls gehört die Art in die Divergentia-Reihe. Ob sie die Form der Torfmoore darstellt, die Pascher in der Süßwasserflora erwähnt, möchte ich nicht entscheiden. Ich habe nicht genug Vergleichsmaterial.

Rhizochrysidinae.

Wiederum in Schwarzwaldmooren fand ich einige Formen geißellose Chrysomonadinen, welche Pseudopodien von zarter Beschaffenheit besaßen und in Gehäusen saßen, welche durch ihre unregelmäßige Form und ihr Festhaften an Gegenständen von den anderen gehäuseführenden Gattungen der Rhizochrysidinen abweichen. Ich muß also auch für diesen Fund zur Aufstellung einer neuen Gattung schreiten. Ich nenne diese:

Chrysotheka nov. gen.

Den Namen wähle ich, weil die zu beschreibende Art zu einer Gruppe von Formen gehört, von denen ich während meiner Arbeiten in den Schwarzwaldmooren eine ganze Anzahl beobachtet habe, die an Algen, an Zweigen, Steinen, Gallerten ankleben und in Schalen stecken, die durch Poren mit der Außenwelt verbunden sind.

Der amöboide Körper enthält ein goldgelbes Chromatophor und kontraktile Vakuolen. Durch Öffnungen der Theka treten oft feinverzweigte Pseudopodien hervor, welche die Aufnahme geformter Nahrung ermöglichen.

Chrysotheka rhizopodica n. sp. (Taf. 22 Fig. 44 u. 45).

Die einzige Form, die ich jetzt beschreibe, hat einen Durchmesser der Theka, die 4—6 μ erreicht. Die Wand der Theka ist doppelt konturiert. Der Plasmakörper ist rundlich, abgeplattet, amöboid beweglich. Die gelben Chromatophoren (1—2) bedingen durch ihren abgerundeten Umriß offenbar die meist abgerundete Form des Körpers. Dieser liegt frei im Hohlraum der Theka, abstehend von den Wänden. Diese sind von einer oder mehreren Öffnungen durchsetzt, durch welche feine, verzweigte Pseudopodien hervorgestreckt werden, welche Bakterien und andere kleine Organismen einfangen. Das Plasma enthält zwei kontraktile Vakuolen, Fettgranula und Leucosinklümpchen.

Besonders bemerkenswert ist, daß ähnliche Excretkörner, wie bei *Lepochromulina* und *Chrysostephanosphaera*, hier in den Zwischenraum zwischen Körper und Thekawand ausgeschieden werden und da sich ablagern.

Die Form fand ich besonders spät im Herbst in schmalen Gräben im Moor bei Hinterzarten.

Gattung: *Rhizochrysis* Pascher.

Nachdem ich schon in früheren Arbeiten (Doflein 1915 u. 1916) mehrere Arten von *Rhizochrysis* genauer beschrieben habe, möchte ich hier eine Form noch kurz erwähnen, welche ich in einer Anzahl von Individuen beobachtet habe, die durch eine eigenartige Hülle ausgezeichnet waren. Fig. 47 stellt diese Art dar, deren zarte Hülle die Rhizopodien ohne weiteres durchläßt. Genauere Untersuchungen habe ich an ihr nicht vorgenommen.

Gattung: *Chrysostephanosphaera* Scherffel
(Taf. 22 Fig. 48, 49 u. 50).

Scherffel hat eine Form dieser Gattung beschrieben, welche scheibenförmige, kreisrunde Kolonien mit 16 Individuen bildet, die in Gestalt eines Kranzes in einer Gallertmasse angeordnet sind. Die Zellen sind formveränderlich, strecken Rhizopodien aus, welche aus der Gallerte, welche die Kolonie einschließt, herausragen. Jedes Individuum hat zwei Chromatophoren, die peripher liegen. Zwei

kontraktile Vakuolen liegen im Körper nach innen. Die Vermehrung erfolgt durch Teilung; die Kolonien selbst können sich auch durch Zerfall vermehren. Flagellatenstadien sind bisher noch nicht beobachtet worden. Die Gallerte ist meist mit kleinen, glänzenden Excretkugeln erfüllt. Die einzige bisher bekannte Art der Gattung ist *Chrysostephanosphaera globulifera* Scherffel, deren Einzelzelle 10:12 μ, deren Kolonie 70 μ Durchmesser hat. Sie wurde bisher in Böhmen und Ungarn in Mooren gefunden.

Eine sicher hierher gehörige Art habe ich nun auch in den Hochmooren des Schwarzwalds gefunden, allerdings nur in konservierten Präparaten studiert. Die Kolonien, die ich fand, waren offenbar noch ganz jung, nur aus wenig Zellen bestehend. Es waren zweizellige und vierzellige Kolonien, welche mehrfach im Präparat lagen. Sie hatten sich offenbar erst kurz vor der Konservierung an dem Deckglas angesetzt, welches an der Oberfläche der Kultur mehrere Tage schwamm. Leider fand ich sie erst einige Jahre später in dem Präparat, sonst hätte ich sicher in der Kultur mehr und größere Kolonien gefunden. Auch bei einem kurzen Aufenthalt im Schwarzwald im trockenen Spätsommer des Jahres 1921, in welchem die Moorgewässer sehr durch die Trockenheit gelitten hatten, fand ich die *Chrysostephanosphaera* nicht wieder.

So kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Art, die ich fand, vollkommen mit *Chr. globulifera* Scherffel übereinstimmt. Das einzige mehrzellige Individuum, das ich fand, hatte auch nur sieben Zellen (Fig. 50). Es unterschied sich von der *Chr. globulifera* durch die lange Streckung der Gallertmasse zu einem Schlauch von 50 μ Länge, in welchem die Zellen in einer Längsreihe angeordnet waren. Ob dies nun andeutet, daß es eine neue, schlauchförmige Art gibt, oder nur durch äußere Bedingungen beeinflußt eine besondere Wuchsform der Kolonie ist, muß ich vorläufig dahingestellt sein lassen. Die kleineren Kolonien hatten zwei und vier Zellen (Taf. 22 Fig. 48 u. 49). Da diese, kuglig angelegt, wohl durchaus dem Typus von *Chr. globulifera* Scherffel entsprechen, den gleichen Charakter der Gallerte mit den Excretkörnern besitzen wie diese, so will ich sie zunächst als *Chr. globulifera* Scherffel bezeichnen. Genau wie diese Art bilden die von mir beobachteten Individuen flache, scheibenförmige, auf dem Untergrund angewachsene Kolonien, die in einer Gallerte eingeschlossen sind, welche von kleinen, glänzenden Excretkörnchen erfüllt ist. Die Zellen sind ovoid, enthalten zwei periphere Chromatophoren. Flagellatenstadien habe auch ich nicht beobachtet.

Literaturverzeichnis.

Conrad. W.: Note sur un état filamenteux du Synura uvella. Bull. soc. roy. de Belgique 1912 40. 5. p. 126.

—: I. Stades amiboides et palmellaires chez Mallomonas viritis. II. Mallomonas calva. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 43 1914 p.579.

Hofeneder, Heinrich: Über eine neue kolonienbildende Chrysomonade. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 29 1913 p. 293.

Iwanoff, L.: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chrysomonaden. Bull. Acad. imp. Sci. de St. Petersbourg V. ser. Bd. 11 Nr. 4.

Lemmermann, E.: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. 3. Bd. Algen I 1910.

Klebs, G.: Flagellatenstudien I, II. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55 1893 p. 265.

—: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Protozoen. in: Unters. a. d. bot. Institut Tübingen Bd. 1 1883 p. 233.

Pascher, A.: Chrysomonaden aus dem Hirschberger Großteich. Leipzig 1910.

—: Einige neue Chrysomonaden. in: Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 27 1909 p. 247.

—: Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonaden Böhmens. in: Lotos, Prag 1909 p. 148.

Doflein, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. Bd. 39 1916 p. 335.

—: Studien usw. IX. Rhizochrysis, eine Übergangsform unter den niederen Protozoen. Ibid. Bd. 40 1917 p. 383.

—: Studien usw. X. Über Polytomella agilis Aragão. Ibid. Bd. 41 1998 p. 1.

—: Mitteilungen über Chrysomonadinen aus dem Schwarzwald. in: Zool. Anz. Bd. 53 1921 p. 153.

Fisch, C.: Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42 1885 p. 47.

Meyer, H.: Untersuchungen über einige Flagellaten. in: Revue suisse de Zoologie Bd. 5 1897.

Oltmanns, F.: Morphologie und Biologie der Algen. 1904.

Scherffel, A.: Phaeocystis globosa nov. sp. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. Wiss. Meeresuntersuch., herausgegeb. n. d. Komm. zur Untersuch. d. deutschen Meere N. F. Bd. 4 Abt. Helgoland Heft 1.

—: Kleiner Beitrag zur Phylogonie einiger Gruppen niederer Organismen. in: Botan. Ztg. Bd. 50 1901 I. p. 143.

—: Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadinen. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911 p. 299.

—: Notizen zur Kenntnis der Chrysomonadinae. in: Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 23 1904.

—: Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. in: Bot. Ztg. 1901 I. Abt.

Senn, T.: Flagellata. in: Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

Timberlake: Starch formation in Hydrodictyon utriculatum. in: Ann. of Botany 1901.

Zacharias, O.: Faunistische Mitteilungen. in: Forschungsber. d. biol. Station zu Plön IV. 3. Teil 1895.

Tafelerklärung.

Tafel 15.

Alle Figuren beziehen sich auf die Art *Chromulina freiburgensis* Doflein. Die Fig. 1—14 und 22—28 sind nach dem Leben entworfen, alle anderen nach konservierten und gefärbten Präparaten.

Fig. 1. Kleines, kugliges Exemplar mit zwei Vakuolen am Vorderende.

Fig. 2 u. 3. Zwei ovoide Individuen mit gelapptem Chromatophor, in Fig. 3 Leucosinballen, in beiden zwei Vakuolen und deutlicher Einschlußkörper.

Fig. 4. Langgestrecktes Individuum.

Fig. 5. Birnförmiges Individuum.

Fig. 6. Insertionsweise der Geißel, nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 7—10. Individuen von verschiedenem Umriß mit großem gelappten Chromatophor, Leucosinvakuolen, je zwei kontraktilen Vakuolen am Vorderende, je einem stark lichtbrechenden Einschlußkörper. In Fig. 7 ist deutlich das eine Pyrenoid zu erkennen.

Fig. 11—14. Eine Anzahl Umrisse von Individuen, in denen die Chromatophoren genau eingezeichnet sind, um deren Einzahl nachzuweisen.

Fig. 15—18. Abbildungen von vier Individuen nach konservierten Präparaten. Kernstruktur. Caryosomkern mit peripheren Chromatinkörnern. In Fig. 16 u. 17 die beiden Pyrenoide des Chromatophors deutlich.

Fig. 19. Konserviertes Exemplar mit Kern in Mitose mit Äquatorialplatte.

Fig. 19a. Nicht sicher zur Art gehöriges Präparat einer Chrysomonadine mit zwei Pyrenoiden.

Fig. 20 u. 21. Späte Teilungsstadien.

Fig. 22—48. Stadien der Encystierung.

Fig. 22. Abgekugeltes Individuum mit noch schlagender Geißel.

Fig. 23. Primäre Cystenwand ohne Mündung; extracystäres Protoplasma (e. P.) mit zwei kontraktilen Vakuolen (cv).

Fig. 24. Doppeltkonturierte Cyste mit fertiger Mündungsröhre. Pfropfen schon gebildet (Pf).

Fig. 25. Fertige Cyste (ä. Pf. äußerer Pfropfenteil, i. Pf. innerer Pfropfenteil).

Fig. 26. Andere fertige Cyste mit abgeplattetem Propfen, erfüllt von Fetttropfen (eventuell andere Spezies von *Chromulina?*).

Fig. 27. Details von der Mündung der Cyste von *Ch. freiburgensis*. F Fetttropfen.

Fig. 28 u. 28a. Stadien der Entwicklung der Mündungsröhre.

Fig. 29—48. Entwicklungsstadien der Cystenbildung.

Fig. 29. Zur Cystenbildung abgekugeltes Individuum nach Geißelverlust mit großer Leucosinvakuole.

Fig. 30. Beginnende Ausscheidung der primären Cystenwand.

Fig. 31. Extracystäres Plasma (e. P.) um die abgekugelte *Chromulina*.

Fig. 32. Cystenwand schon doppelt konturiert. e. P. extracystäres Plasma in der Gegend der Mündungsröhre.

Fig. 33—35. Plasmagruppe in der Region der Pfropfenanlage.

Fig. 36. Plasmaverbindung mit der Mündungsröhre.

Fig. 37. Weiterbau der Cyste.

Fig. 38. Einkonturige Cyste mit Mündungskegel.

Fig. 39, 40 u. 40a. Die doppeltkonturierte Cyste zeigt noch geschlossenen, einfach konturierten Mündungskegel. Fig. 40a. Mündung gerade geöffnet Plasma vorgedrungen.

Fig. 41. Bei noch kaum zweikonturiger Cystenwand innerer Pfropfenteil schon angelegt.

Fig. 42. Innerer und äußerer Pfropfenteil in schon fertiger Cyste. Mündungstrichter infolge schiefer Lage nicht erkennbar. Beide Pyrenoide erkennbar.

Fig. 43. Fast fertige Cyste mit stark geschrumpftem Inhalt.

Fig. 44. Ebenso mit deutlichem. Pyrenoid.

Fig. 45. Cyste fertig, aber noch ohne Pfropfenanlage, mit offener Mündungsröhre.

Fig. 46. Doppeltkonturierte Cyste mit offenbar noch geschlossenem Mündungskegel.

Fig. 47. Fertige Cyste mit noch unvollkommener Mündungsröhre und ohne Pfropfen, aber mit extracystärem Plasmafortsatz zu deren beider Bildung.

Fig. 48. Fertige Cyste, verschlossen. Weichkörper schwach geschrumpft. Membran ihn umschließend und von ihm abgehoben.

Tafel 16.

Verschiedene *Chromulina*-Arten, meist nur in wenig Stadien untersucht, nur wenige lebend studiert.

Fig. 1—3. *Chromulina ovaloides* Doflein nach konserviertem Präparat.

Fig. 2. Teilungsstadium.

Fig. 4. Dieselbe nach dem Leben.

Fig. 5. *Chromulina rotunda* Doflein nach konserviertem Präparat.

Fig. 6—15. *Chromulina sphaerica* Doflein.

Fig. 6 u. 7. Konservierte Individuen mit großem Chromatophor mit zwei Pyrenoiden.

Fig. 8—15. Verschiedene Cystenbilder dieser Art.

Fig. 8—9. Leere Cysten ohne Pfropfen, kleiner Rest im Innern.

Fig. 10. Cyste noch ohne Pfropfen. Inhalt geschrumpft, Chromatophor nicht sichtbar, wohl aber zwei Pyrenoide.

Fig. 11. Einkonturige Cystenwand mit extracystärem Plasma, Mündungsröhre noch nicht angelegt.

Fig. 12. Fertige Cyste ohne Propfen, Plasmakörper stark geschrumpft, aber offenbar bei der Konservierung noch lebend.

Fig. 13. Vollkommene Cyste, nur Pfropfen erst in der Anlage.

Fig. 14. Einkonturige Cyste mit extracystärer Plasmahülle.

Fig. 15. Cyste noch nicht ganz fertig, extracystärer Plasmaball zur Bildung des Trichters und des Pfropfens vorhanden.

Fig. 16—22. *Chromulina minuta* Doflein.

Fig. 16—18. Freie Individuen mit verschieden gestaltetem Chromatophor, mit zwei Pyrenoiden und verschieden großen Leucosinvakuolen.

Fig. 19. Fertige Cyste.

Fig. 20—22. Stadien der Cystenbildung, die fertige Cyste in Fig. 22 noch ohne Pfropfen.

Fig. 23 u. 24. *Chromulina vagans* Pascher nach konserviertem Präparat.

Fig. 25. *Chromulina magna* Doflein nach konserviertem Präparat.

Fig. 26 u. 27. *Chromulina zartensis* Doflein. Form mit zwei Basalkörnern der Geißel. B = Basalkörner.

Fig. 28 u. 29. *Chromulina nebulosa* Cienkowski. Zwei Skizzen nach dem Leben.

Fig. 30 u. 31. *Ochromonas pigmentata* nov. spec. Fig. 30 ohne Chromatophor, Fig. 31 mit Chromatophor.

Fig. 32—38. *Pseudochromulina asymmetrica* Doflein.

Fig. 32 u. 33. Konservierte Individuen.

Fig. 34. Skizze nach dem Leben.

Fig. 35—39. Cyste in verschiedenen Ansichten.

Fig. 40—44. *Chromulina elegans* Doflein.

Fig. 40—42. Verschiedene Formen.

Fig. 43. Teilung.

Fig. 44. Cyste.

Fig. 45—47. *Chromulina dubia* Doflein.

Fig. 48 u. 49. *Chromulina ovalis* Klebs. Junge Individuen.

Fig. 50—52. Cystenbildung von *Ch. dubia*.

Tafel 17.

Arten von *Chromulina* und *Ochromonas*.

Fig. 1. *Chromulina ovalis* Klebs, nach konserviertem Präparat.

Fig. 1a. *Chromulina ovalis*-Vakuolen, die eine gefüllt, die andere aus einer Gruppe von fünf Sammelvakuolen sich bildend.

Fig. 2. *Chromulina ovalis* nach dem Leben.

Fig. 3. *Ochromonas pigmentata* Doflein mit braunem Pigment am Körperrand.

Fig. 4 u. 5. *Ochromonas pigmentata* mit großen kontraktilen Vakuolen, Leucosinballen und Fettkugeln.

Fig. 6. Cyste von *Chromulina ovalis* Klebs mit Verschlußpfropfen; fertige Cyste.

Fig. 7. Desgl. in eingetrocknetem Zustand.

Fig. 8. *Ochromonas simplex* Pascher.

Fig. 9. *Ochromonas vagans* Doflein. Geißelloses Exemplar nach dem Leben

Fig. 9a. Geißelloses Exemplar im konservierten Zustand. (Flemming, Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot.)

Fig. 10. *Chromulina* sp.

Fig. 11 u. 12. *Ochromonas hinterzartensis* n. sp. Zwei ovale Individuen von etwas verschiedener Körperlänge.

Fig. 13. *Ochromonas vagans* Dofl. Exemplar mit großer Aufnahmevakuole.

Fig. 14. *Ochromonas gracilis* n. sp.

Fig. 15. *Ochromonas vagans* Dofl. Exemplar mit lappigem Pseudopodium.

Fig. 16—17. *Ochromonas vasocystis* Dofl. Bewegliche Individuen.

Fig. 18—21. Cysten im Wachstum. Fig. 18 Anlage des Mündungstrichters. Fig. 19—21 allmähliche Erweiterung und Größenzunahme des Mündungstrichters.

Fig. 22—26. Verschiedene Formen von *Ochromonas elegans* Dofl.

Fig. 27. Teilungsstadium dieser Art.

Fig. 28. Zusammengekugeltes Individuum von *Ochromonas perlata* Dofl.

Fig. 29. Etwas abweichende Cyste von *Ochromonas vasocystis* Dofl.

Fig. 30 u. 31. Zwei Formen von *Ochromonas vasocystis* Dofl. In Fig. 30 Pyrenoide im Chromatophor.

Tafel 18.

Fig. 1—38. *Ochromonas fragilis* Dofl. Davon Fig. 1—5 nach dem Leben.

Fig. 1. Normales, schwimmendes Individuum.

Fig. 2. Individuum mit Pseudopodium am Vorderende.

Fig. 3a—d. Vier aufeinanderfolgende Stadien der Bildung einer Aufnahmevakuole.

Fig. 4. Kleines kugliges Individuum.

Fig. 5a—g. Sechs Stadien der Teilung, von einem mittleren Stadium a aus beobachtet. Allmähliche Streckung und schließlich Zerreißung der Körperhantel.

Fig. 6—16 nach konservierten Präparaten.

Fig. 6—10. Freibewegliche Individuen von verschiedener Gestalt.

Fig. 11. Ein bewegliches Individuum, das eine Diatomee umflossen hatte.

Fig. 12. Individuum mit seitlich verlagertem Kern.

Fig. 13. Vorderende und
Fig. 14. Ganzes Individuum } mit charakteristischer Geißelinsertion.

Fig. 15. Dreigeißeliges Exemplar.

Fig. 16. Konserviertes Exemplar mit großer Aufnahmevakuole.

Fig. 17. „ „ mit ausgestoßenen Gallerttropfen um den Körper.

Fig. 18—21. Individuen, bei denen die Fetttropfen mit Sudan III dargestellt sind, in Formalin abgetötet.

Fig. 22. Sehr kleines Individuum mit mehreren Pyrenoiden.

Fig. 23. Cyste mit umhüllendem ectocystären Protoplasma, fertiger doppeltkonturigen Cystenwand, noch nicht abgeschlossener Mündungsröhre und aus dieser herausragendem Zipfel eines Chromatophors.

Fig. 24 u. 25. Fast fertige Cysten mit Fettreaktion auf Sudan III.

Fig. 26—40. Entstehung und Abschluß der Cysten.

Fig. 26. Abgekugeltes Individuum ohne Hülle.

Fig. 27. Exemplar mit dünner Cystenwand und dünnem Cystenkegel mit Deckelsprung.

Fig. 28. Doppeltkonturierte Cystenwand, erste Anlagen der Stacheln. Verbindung zwischen Innen- und Außenplasma.

Fig. 29. Trotz einkonturiger Cystenwand eigenartige ausgebildete Mündungsröhre.

Fig. 30. Keine Bautätigkeit mehr trotz doppelter Cystenwand und noch offenem Trichter. Cystenwand noch stachellos.

Fig. 31. Eigenartig geschlossener Mündungstrichter. Cystenwand noch ohne Stacheln.

Fig. 32. Cyste mit schon weit entwickeltem Mündungstrichter, von oben seitwärts gesehen; erste Anlagen der Stacheln.

Fig. 33. Vier Phasen der Entwicklung des Mündungstrichters; erste Ringbildung, im extracystären Plasma Stachelknospen.

Fig. 33a u. b. Erster Ring der Mündungsröhre gebildet. Fig. 33. Dieser weitergebildet.

Fig. 34 u. 35. Ausweitung des Mündungstrichters, Wachstum der Stacheln.

Fig. 36—38. Weiteres Auswachsen des Mündungstrichters; allmähliche Bildung von Verzweigungen am Ende der Cystenstacheln.

Fig. 39. Anlage des Mündungspfropfens.

Fig. 40. Sehr vollkommene Ausbildung des Mündungstrichters und Anlage des Mündungsverschlusses.

Tafel 19.

Sämtliche Figuren von *Ochromonas crenata* Klebs.

Fig. 1. Freies Exemplar mit den Randvakuolen nach dem Leben.

Fig. 2. Abgekugeltes Individuum mit abgeworfenen Geißeln, lebend.

Fig. 3. Umriß einer *Ochromonas crenata* mit den Geißeln.

Fig. 4. Konserviertes Exemplar.

Fig. 5—8. Konservierte Individuen von verschiedener Gestalt, Geißeln abgeworfen, Übergang zur Cystenbildung; in Fig. 7 py Pyrenoid.

Fig. 9. Abgekugelte *Ochromonas* bei der Cystenbildung, Cysten noch einfach konturiert, Mündungsröhre angelegt, außen um das Vorderende ectocystäres Protoplasma mit vier kontraktilen Vakuolen (cv); nach dem Leben.

Fig. 10. Annähernd fertige Cystenwand noch ohne Stacheln; Mündungstrichter angelegt; innerer Pfropfenteil schon gebildet, ectocystäres Plasma noch vorquellend.

Fig. 11. Sich abkugelnde *Ochromonas* in Gallerthülle, mit großen Leucosinkugeln, Fetttropfen und Chromosom. Außen an der Gallerthülle angeklebte Bakterien. Die Geißeln noch vorhanden. Zusatz von Gentianaviolett ins Wasser zu dem lebenden Organismus.

Fig. 12. Cyste weitergebildet, mit großem Leucosinballen, Fetttropfen im Innern; trotz noch nicht doppeltkonturierter Wand Mündungstrichter weit ausgebildet.

Fig. 13. Entsprechend behandelt wie Fig. 11. Gallerthülle zweischichtig. Cystenhülle noch einschichtig, Geißeln verschwunden. Leucosinovoide, Fettkugel, Chromatophor im Innern. Mündung noch nicht angedeutet. Nach dem Leben.

Fig. 14. Cyste mit primärer Gallerthülle mit eigenartigen Radiärstrahlen, die wie die Oberfläche gefärbt sind. Cyste mit Anlage der Mündungsröhre; eigenartige Außenschicht um die Cyste. Verdichtung an der Mündung.

Fig. 15. Cyste in Gallerthülle mit anklebenden kleineren und größeren Gegenständen. Cyste selbst schon weit entwickelt, mit Mündungspfropfen, Mündungskelch und noch spitzen Stacheln.

Fig. 16—19. Verschiedene Stadien der Cystenbildung in Formol fixiert, mit Sudan III behandelt. Ausgiebige Fettfärbung in und außerhalb der Cystenwand. Ectocystäres Plasma ebenfalls fetthaltig, mehr oder weniger stark entwickelt.

Fig. 20—51. Verschiedene Phasen der Entwicklung der Cysten. Alle von konservierten Präparaten.

Fig. 20. Abgekugeltes, geißelloses Individuum.

Fig. 21. Noch zarte, doppeltkonturierte Cystenanlage mit ectocystärem Plasma.

Fig. 22. Anlage der doppeltkonturierten Schale zart angedeutet, ectocystäres Plasma.

Fig. 23. Ähnliches Stadium mit stark lichtbrechenden Kugeln in der Cystenwandschicht; ectocystäres Plasma.

Fig. 24. Weiter verstärkte Cystenwand.

Fig. 25. Einschichtige Anlage des Mündungstrichters im ectocystären Plasma

Fig. 26 u. 27. Beispiele von Abhebung des hinfälligen Deckels der Cystenmündungsanlage.

Fig. 28. Pfropfenplasma an der Mündung.

Fig. 29. Ähnliches Stadium mit starkem ectocystären Plasma.

Fig. 30. Zusammenhang des Pfropfenplasmas mit dem Innern.

Fig. 31. Zusammenhang zwischen äußerem und innerem Plasma.

Fig. 32. Erste Ringanlage des Mündungstrichters.

Fig. 33—37. Allmähliche Entwicklung des Mündungstrichters.

Fig. 33. Erste Phasen der Stachelbildung.

Fig. 34—36. Stufen des Wachstums des Trichters.

Fig. 37. Fertiger Doppeltrichter.

Fig. 38 u. 39. Weiterbildung des Mündungstrichters und der Cystenstacheln.

Fig. 40. Unregelmäßiger Trichter.

Fig. 41—46. Stufen der Trichter- und Stachelbildung.

Fig. 47. Weiterwachsen der Stacheln. Seltsam kantiger Mündungstrichter.

Fig. 48. Stumpfe und spitze Stacheln. Schwach umgeschlagener Mündungstrichter.

Fig. 49. Ein exzessiv und sehr regelmäßig umgeschlagener Mündungstrichter.

Fig. 50. Stacheln auffallend dreieckig und kurz, Mündungstrichter unvollkommen.

Fig. 51. Stacheln sehr regelmäßig spitz. Mündungstrichter auffällig gleichmäßig gebildet (ob gleiche Art?).

Tafel 20.

Arten von *Ochromonas*. Stadien der Cystenbildung.

Fig. 1—33. *Ochromonas perlata*; verschieden gebaute Individuen und Cystenbildung.

Fig. 1—3. Exemplare in Bewegung. Fig. 1 mit Gallerthülle.

Fig. 4. Individuen mit drei Geißeln.

Fig. 5. u. 6. Verschiedene Formen des Chromatophors.

Fig. 7. Langgestrecktes Individuum.

Fig. 8. Beginnende Abkugelung.

Fig. 9. Übergang zur Cystenbildung.

Fig. 10—12. Fortschritte der Abkugelung; Verlust der Geißeln.

Fig. 13. Beginn der Cystenbildung. Extracystäres Plasma mit kontraktilen Vakuolen. Große Leucosinvakuole. Mit Osmium gebräunte Fetttropfen.

Fig. 14 u. 15. Vollkommene Abkugelung der Cystenbildner.

Fig. 16. Exemplar mit besonders kleinen Fetttropfen.

Fig. 17 u. 18. Amöboide, geißellose Individuen mit Osmium abgetötet, mit Leucosinballen und Fetttropfen.

Fig. 19 u. 20. Mit Osmium konservierte Cystenstadien.

Fig. 19. Erste Cystenwand von extracystärem Plasma umgeben, in welchem eine kontraktile Vakuole liegt; Chromatophor im Innern des Plasmas.

Fig. 20. Etwas späteres Stadium mit angelegter Mündungsröhre und großer Leucosinvakuole.

Fig. 21. Leere Cyste mit fertiger Mündungsröhre und Stachelkleid in primärer Gallerthülle.

Fig. 22. Ähnliche Cyste mit Inhaltskörper, auch ohne Pfropfen.

Fig. 23. Variable Form der Cyste der gleichen Art.

Fig. 24. Auch leere, pfropfenlose Cyste mit etwas abweichendem Mündungstrichter.

Fig. 25—29. Verschiedene Phasen der Cystenbildung (alle nach dem Leben).

Fig. 25. Erste Anlage der einschichtigen Cyste noch vom extracystären Plasma ganz umgeben. Ein Stachel erst angelegt (nach dem Leben).



Fig. 26. Annähernd fertige, doppelt konturierte Cyste mit Pfropfenplasma an der weit entwickelten Mündungsröhre.

Fig. 27 u. 29. Zwei Cysten nach dem Leben. Fig. 27 ohne, Fig. 29 mit Mündungspfropfen. Verschiedene Stadien der Stachelentwicklung.

Fig. 28. Fertige Cyste mit kleinem Mündungspfropfen mit Osmiumsäure abgetötet. Fetttropfen stark gebräunt.

Fig. 30. Cyste von *Ochromonas perlata* mit primärer und Gallerthüllen.

Fig. 31. Ebenso, Cyste selbst weiter entwickelt, Anlage des Mündungstrichters,

Fig. 32 u. 33. Zwei verschiedene Formen der Cyste mit den Gallerthüllen.

Fig. 34—37. *Ochromonas stellaris* Dofl. Lebende Individuen von verschiedener Gestalt.

Fig. 38.

Fig. 39. Exemplar mit großer Aufnahmevakuole.

Fig. 40. *Ochromonas stellaris*. Stark amöboides Individuum nach dem Leben.

Fig. 41 u. 42. Kleine Individuen der gleichen Art.

Tafel 21.

Alle Figuren *Ochromonas stellaris* Dofl.
nach Konservierung mit Osmiumsäure und Nachfixierung mit Schaudinn'schem Sublimat. Färbung Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot.

Fig. 1. Fixiertes Individuum mit Caryosomkern. Fetttropfen, Leucosinvakuole.

Fig. 2—5. Verschiedene Typen beweglicher Individuen.

Fig. 6 u. 7. Beginn der Cystenbildung.

Fig. 8. Doppelt konturierte Cystenschale mit ectocystärem Plasma. Anlage der Mündung.

Fig. 9. Cyste mit Anlage des Mündungstrichters.

Fig. 10. Weitere Ausbildung der Cystenmündung. Extracystäres Plasma um die Cyste und an der Mündung.

Fig. 11. Erste Anlagen der Stacheln.

Fig. 12. Primäre Gallerthülle mit Stachelanlagen.

Fig. 13. Mündungsröhre der Cyste weitergebildet; Stacheln in definitiver Form, aber noch nicht zu voller Größe gelangt. Primäre Gallerthülle noch gut sichtbar.

Fig. 14. Mündungsröhre mit Pfropfenplasma und Anlage des inneren Pfropfenteils.

Fig. 15. Cyste bis auf den Pfropfen fertig. Stacheln annähernd ausgewachsen. Nach dem Leben.

Fig. 16. Fast fertige Cyste mit stattlichem Mündungstrichter und sehr langen Stacheln. Pfropfen fehlt noch.

Fig. 17. Fertige leere Cyste ohne lebenden Inhalt.

Fig. 18. Mündungstrichter fertig. Innerer Pfropfenteil erst angelegt.

Fig. 19. Exzessiv gebildeter Mündungstrichter. Innerer Pfropfenteil gebildet, äußerer fehlend.

Tafel 22.

Fig. 1—3. *Ochromonas mutabilis* Klebs (?).

Fig. 3. Individuum mit großem Nahrungskörper.

Fig. 4 u. 5. *Ochromonas nana* n. sp. Sehr kleine Form.

Fig. 5 mit Pseudopodium.

Fig. 6—9. *Ochromonas stellaris* Dofl. Vier Stadien der Teilung nach dem Leben beobachtet.

Fig. 10. *Chromulina grandis* Dofl. Vergr. 1000.

Fig. 11—13. *Ochromonas silvarum* n. sp.

Fig. 14 u. 15. *Chromulina minima* Dofl. Zwei Individuen mit verschieden gefärbten Chromatophoren.

Fig. 15a. Die dunklen Körperchen aus dem Plasma.

Fig. 16. *Chromulina minima* Dofl. mit auffallend grünlichem Chromatophor.

Fig. 17—19. Geißellose Stadien von *Ochromonas stellaris* Dofl.

Fig. 20. *Chromulina dubia* Dofl. mit Aufnahmevakuole.

Fig. 21. Cyste von *Chromulina woroninina.*

Fig. 22. Dieselbe mit mehreren Hüllen.

Fig. 23. Dieselbe in totem Zustand noch unfertig.

Fig. 24 u. 25. Zwei Stadien derselben Art nach konserviertem Präparat.

Fig. 26. *Lepochromulina calyx* Scherffel.

Fig. 27. *Lepochromulina bursa* Scherffel.

Fig. 28. *Ochromonas granularis* Dofl. Exemplar mit zwei Chromatophoren und großer kontraktiler Vakuole.

Fig. 29. Cyste einer *Chromulina* mit extracystärem Protoplasma.

Fig. 30. *Syncrypta volvox* Ehrenberg. Konserviert Osmiumsublimat, gefärbt mit alkohol. Eisenhämatoxylinlösung.

Fig. 31 u. 32. *Ochromonas stellaris* Dofl. mit starken Chromatophoren und gut ausgebildetem Kern.

Fig. 33. *Dinobryon cylindricum* var. *palustre* Lemmermann.

Fig. 34—38. *Ochromonas ovalis* Dofl.

Fig. 39—41. *Ochromonas elegans* Dofl., stark amöboide Beweglichkeit.

Fig. 42. *Ochromonas chromata* Meyer (?).

Fig. 43. *Ochromonas* wahrscheinlich *stellaris* Dofl.

Fig. 44. *Chrysotheka rhizopodica* nov. gen., nov. sp. mit einer Öffnung der Theka.

Fig. 45. *Chr. rhizopodica* mit zwei Thekenöffnungen.

Fig. 46. *Chrysococcocystis elegans* nov. gen., nov. sp.

Fig. 47. *Rhizochrysis* sp

Fig. 48. *Chrysostephanosphaera* sp., zweizellige junge Kolonie..

Fig. 49. *Chrysostephanosphaera* sp., vierzellige Kolonie.

Fig. 50. Siebenzellige Kolonie der gleichen Form.

Fig. 51. Cyste mit kleinen Stacheln, zahlreichen Fetttropfen, gutsitzendem Mündungspfropfen. Art noch unbestimmt; wohl sicher neue Art.

Über leichte und schwere Hefen.

Von
Carl Burk (Darmstadt).

(Hierzu 34 Kurven im Text.)

In der Praxis der Gärungsindustrie wie im gärungsphysiologischen Laboratorium ist schon lange bekannt, daß Hefen gleicher Art nicht immer das gleiche spezifische Gewicht besitzen. Gewichtsunterschiede werden bereits wahrnehmbar, wenn man eine Hefesuspension sich absetzen läßt: man kennt Hefen, welche sich rasch und gut absetzen, während andere hierzu bedeutend länger brauchen und sich leicht wieder aufwirbeln lassen. Zur Erklärung dieser Erscheinung wird angegeben, daß die ersteren, die sogenannten Flockenhefen [1]) sich nach beendeter Gärung zu Flocken zusammenballen und dann rasch und gut absinken, während die anderen, die sog. Staubhefen, sich nicht zusammenballen, sondern isoliert bleiben und in der Flüssigkeit besonders langsam sinken. Auch in anderer Beziehung zeigen sich Gewichtsunterschiede. So treten bei der Erscheinung des „Degenerierens" [2]) der Hefe viele Zellen auf, die sich schlecht absetzen. Das Degenerieren tritt z. B. ein, wenn Hefe zu lange in einem Brauereibetrieb geführt worden ist, und äußert sich neben der erwähnten Bildung von leichten Zellen in abnormen Gärungserscheinungen. Die Gründe, welche zur Entstehung von Staub-

---

[1]) Lafar: Handbuch der techn. Mykologie, Bd. 5 Kap. 6, und Staiger: Studium über Flockenhefen. Dissert. Frankfurt a. M.

[2]) Lafar: Handbuch der techn. Mykologie, Bd. 4 Kap. 8. „Zeitschrift für das gesamte Brauwesen", sowie „Wochenschrift für Brauerei", verschiedene Jahrgänge.



und Flockenhefe führen, sowie die Ursachen, welche die Degeneration der Hefen hervorrufen, sind in vielen Arbeiten eingehend untersucht worden. Nun hat es sich aber gezeigt, daß abgesehen von den oben erwähnten noch weitere gesetzmäßige Gewichtsunterschiede auftreten. Meine Aufgabe war, diese Unterschiede, ihr Zustandekommen, das Verhalten der verschiedenen Hefen usw. zu untersuchen. —

Experimentelle Untersuchungen über das spezifische Gewicht und die Sinkgeschwindigkeit mikroskopisch kleiner Körper sind auf verschiedenen Gebieten der Biologie bereits angestellt worden, so vor allem in der Planktonkunde. Die Arbeiten über die Ausbildung und Bedeutung von Schwebeformen sowie über Schwarmbildung beim Plankton [1]) fallen hierher, weiterhin manche Blutuntersuchungen. Man hat gefunden, daß menschliche Blutkörperchen verschiedener Herkunft sich durch verschiedene Sinkgeschwindigkeit unterscheiden, so bei gewissen pathologischen Veränderungen, bei der Schwangerschaft [2]) usw. Schließlich sei noch der Untersuchungen gedacht, bei welchen für verschiedene Bakterienarten verschiedene spezifische Gewichte festgestellt wurden (Schwebemethode). [3]) —

Bevor auf die bei den Hefen gefundenen Ergebnisse näher eingegangen wird, seien zunächst die Begriffe der Sinkgeschwindigkeit, des Absinkens, der Einfluß äußerer Faktoren usw. etwas näher erörtert.

Wenn ein Körper von der Dimension einer Hefezelle in einer Flüssigkeit untersinkt, so befolgt er das STOKES'sche Gesetz, nach welchem Körper von der Größe eines Regentropfens bis fast zur Molekülgröße abwärts nicht mehr beschleunigt, sondern praktisch gleichmäßig schnell fallen, indem die Bewegungsgeschwindigkeit direkt und konstant proportional der Größe der bewegenden Kraft ist. Je nachdem die Zelle nun größer oder kleiner ist, wird sie bei gleichem spezifischen Gewicht rascher oder langsamer sinken. Änderungen des spezifischen Gewichtes wiederum werden auch Änderungen in der Sinkgeschwindigkeit bewirken. Aus beidem ergibt sich, daß durch verschiedene Kombinationen zum Beispiel verschieden große Körper infolge verschiedenen spezifischen Gewichtes

---

[1]) W. OSTWALD: Über mechanische Schwarmbildung beim Plankton. Zoologica Heft 67, 1913.

[2]) Vgl. z. B. R. FÅHRAEUS: Über die Ursachen der verminderten Suspensionsstabilität der Blutkörperchen während der Schwangerschaft. Biochem. Zeitschr., Bd. 89, 1918 p. 355.

[3]) E. ALMQUIST: Über eine Methode, das spez. Gewicht von Bakterien und anderen Körperchen zu bestimmen. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 28, 1898 p. 321.

doch gleichschnell sinken, bzw. bei Verdoppelung der Faktoren bedeutend größere Unterschiede in der Sinkgeschwindigkeit zeigen als ihrer Masse nach zu erwarten wäre. Wird nun noch die Reibung mit der Flüssigkeit in Betracht gezogen, so ergeben sich unter Umständen recht verwickelte Verhältnisse. Der Einfluß der Reibung wird bestimmt durch die Größe der Viskosität der Lösung und durch das Verhältnis von Oberfläche des Körpers (Größe der 2. Potenz) zu seinem Inhalt (Größe der 3. Potenz). Daß kleinere Unterschiede in der Viskosität nichts oder fast nichts ausmachen, wurde für Hefe durch Sinkversuche in reinem Wasser wie in 1 prom. und 1 proz. Gelatinelösung bewiesen, bei welchen in allen drei Fällen die Sinkgeschwindigkeit die gleiche blieb. Bei Lösungen mit höherer Viskosität jedoch (z. B. 25 proz. Glycerinlösung) macht sich ein verlangsamender Einfluß stark geltend, freilich schweren und leichten Zellen gegenüber in ungefähr gleichem Grade. Ferner ist noch das spezifische Gewicht der Flüssigkeit zu berücksichtigen, in welcher die Körperchen suspendiert sind. Je näher das spezifische Gewicht der Flüssigkeit dem der absinkenden Körper kommt, desto kleiner wird die Sinkgeschwindigkeit. Dieser Umstand ist besonders dann zu beachten, wenn mit Lösungen verschiedener Zusammensetzung gearbeitet wird. Die Gestalt des Körpers ist ebenfalls nicht ohne Einfluß, da jede Vergrößerung der Oberfläche die Reibung mit der umgebenden Flüssigkeit steigert und die Sinkgeschwindigkeit herabsetzt. Schließlich muß noch die relative Zahl der vorhandenen Zellen in Betracht gezogen werden. Eine Suspension mit hoher Zellenzahl wird eine andere Senkungsgeschwindigkeit zeigen als eine zellenarme, da die vielen Zellen sich beim Absinken gegenseitig stören, wie sich bei Sinkversuchen in Kapillaren unmittelbar beobachten läßt.

Nun ist bei der Beobachtung von Sinkgeschwindigkeiten noch folgendes zu beachten. Entweder die Körper sinken einzeln in der Flüssigkeit ab oder ballen sich während des Sinkens zu größeren Aggregaten zusammen, die dann infolge ihrer Masse bedeutend rascher sich zu Boden setzen als die einzelnen Zellen. Je nachdem, ob die Neigung zur Aggregation größer oder geringer ist, und ob die Aggregate umfangreicher oder kleiner sind, wird die Klärung der Flüssigkeit früher oder später erreicht werden. Die Gründe, welche zur Aggregation führen können, sind noch nicht völlig geklärt. Eine ältere, von Gruber begründete Theorie sucht die Ursache in der Klebrigkeit der Zellen. Neuere Forschungen jedoch wollen hier kolloidchemische Adsorptionsvorgänge sehen, welche ihren Grund in elektrischen Ladungsverschiedenheiten haben. Vor allem beim

Blute [1] [2]) sind ladungsvergleichende Versuche vorgenommen worden. Es wurden dabei durch kataphoretische Untersuchungen direkt die Ladungsdifferenzen festgestellt, quantitative Messungen erfolgten durch Umladungsversuche. Dabei ergab eine Ladungsherabsetzung eine größere Instabilität, somit eine größere Sinkgeschwindigkeit. Auf dem Gebiete der Hefeforschung sind neuerdings auch schon entsprechende Untersuchungen [3] [4]) angestellt worden. Geys [5]) zeigt, daß die Ausflockung durch Umschlag der negativen in positive Ladung bewirkt wird, und will den Grund hierzu im Übergang der sprossenden Hefe in die Ruheform sehen.

Diese Agglutinationen machen die Frage nach dem spezifischen Gewicht der Einzelkörper schwer zu entscheiden. Es wird eben durch die Messung der Sinkgeschwindigkeit entweder nur eine Bestimmung der Größe der Agglutination erzielt oder aber ein Gemisch von Größen erhalten, welches sich zusammensetzt aus den Werten für die Agglutination und aus denjenigen, deren Ursache eine Änderung des spezifischen Gewichtes ist. Auf jeden Fall müssen Bestimmung der Agglutination und die des spezifischen Gewichts scharf getrennt werden.

Auf den nachfolgenden Seiten werde ich über die von mir beobachteten Unterschiede in der Sinkgeschwindigkeit verschiedener Hefen zu berichten haben sowie über die Ergebnisse, die sich bei einer kausalen Analyse der beobachteten Differenzen ergaben.

Methodisches.

Bestimmung der Sinkgeschwindigkeit.

Zur Ermittelung der Sinkgeschwindigkeit oder von Größen, die statt dieser in Rechnung gesetzt werden können, stehen eine ganze Anzahl Verfahren zur Verfügung.

---

[1]) R. Fåraeus, a. a. O.

[2]) G. Linzenmeier: Untersuchungen über die Senkungsgeschwindigkeit der roten Blutkörperchen, 1. und 2. Mitteilung. Pflüger's Archiv 1920, Bd. 181, p. 169 und Bd. 186, p. 272.

[3]) Lüers, H. u. Heuss, R.: Zur Kenntnis der Bruchbildung der Hefen. Zeitschrift f. d. ges. Brauwesen 1921, ref. C. Bakt II, 1921 **54**, 97.

[4]) Lüers u. Geys: Über die Flockung der Hefe. Koll. Zeitschr. **30**, 1922 p. 372.

[5]) Geys: Über die Bruchbildung der Hefe und ihre Beeinflussung durch die Reinzucht (Zeitschr. f. d. ges. Brauwesen 1922, Heft 7/8).

1. An erster Stelle sei eine Methode erwähnt, die es gestattet, die Sinkgeschwindigkeit direkt abzulesen: die Sinkgeschwindigkeit der einzelnen Zellen wird gemessen und aus zahlreichen Ergebnissen das Mittel gezogen. Man kann sich der THOMA'schen Zählkammer bedienen, indem man diese mit der vorliegenden Zellensuspension füllt und vertikal stellt. Dabei muß das Deckglas irgendwie (etwa durch eine Klammer) in seiner Lage gehalten werden. Unter dem Mikroskop wird nun das Absinken verfolgt, wobei die Einteilung der Zählkammer als Skala benutzt werden kann. So verlockend diese einfache Methode erscheint, so hat sie doch einige Nachteile. Die Kammer ist nämlich im Verhältnis zu den Zellen ein recht großer Raum, und es lassen sich hier Strömungen, die ihrerseits die Zellen mit sich führen, kaum ganz vermeiden, so daß Ungenauigkeiten entstehen können. Nimmt man aber nicht die THOMA'sche Zählkammer, sondern baut sich selbst durch Aufkitten eines Deckglases auf einen Objektträger eine ähnliche Vorrichtung, so hat man es hier mit einem dünnen Glase zu tun, welches schon auf den Druck des Atems des Beobachters reagiert und in der Flüssigkeit Störungen und Schwankungen hervorruft.

Billiger, einfacher und auch genauer ist das Arbeiten mit Kapillaren. Die Hefesuspensionen werden in Glaskapillaren eingesogen, die Kapillare auf dem Objektträger mit einem Tröpfchen Wachs aufgekittet, ein Deckglas aufgelegt und mit Wachs fixiert, Wasser zugegeben und am umgelegten Mikroskop das Absinken beobachtet. Als Skala dient ein Okularmikrometer. Die Kapillaren müssen gerade und möglichst dünnwandig sein, ihr Durchmesser derart, daß er auch bei der für diese Beobachtungen nötigen stärkeren Vergrößerung (z. B. Leitz Ok. III Obj. 6) noch völlig im Gesichtsfeld des Mikroskops liegt. Der Durchmesser darf also höchstens 150 μ betragen. Die Kapillare wird nach dem Füllen am unteren Ende mit Vaseline abgeschlossen oder zugeschmolzen. Bezeichnung des Objektträgers verhindert eine Verwechslung der verschiedenen Versuche. Beim Beobachten stellt man nun die Zeit fest, bei welcher eine zur Beobachtung ausgewählte Zelle einen bestimmten Mikrometerteilstrich passiert hat, und ermittelt nach Ablauf einer bestimmten Zeit die durchlaufene Strecke durch Zählen der Teilstriche.

2. Statt die Sinkgeschwindigkeit einer einzelnen Zelle zu messen, kann man feststellen, wieviel Zellen in einer bestimmten Zeit ein bestimmtes Ziel passiert haben. Je größer die Sinkgeschwindigkeit ist, desto größer wird *ceteris paribus* die Zahl der Zellen sein, welche durchs Ziel gehen. Als solches dient beispielsweise eine durch die

Mitte des Gesichtsfeldes gelegte Marke (Einlegen eines Haares ins Okular). Die beobachtete Zellenzahl ist dann ein Maß für die Sinkgeschwindigkeit. Man muß vor der Beobachtung durch Auszählen und entsprechendes Verdünnen die Suspensionen auf ungefähr die gleiche Zellendichtigkeit bringen, da um so mehr Zellen in der Zeiteinheit absinken werden, je mehr in der Volumeneinheit vorhanden sind. Dieser Weg macht infolge seiner zeitraubenden Umständlichkeit die an sich einfache Methode schlecht verwendbar. Man erhält aber auf alle Fälle durch sie ein sehr klares Bild von dem ganzen Sinkvorgang. Im allgemeinen sind die schweren Zellen in der Mehrzahl vorhanden; es sinken daher in den ersten Zeiteinheiten nach Beginn des Versuchs sehr zahlreiche Zellen ab, in den späteren stellen sich in denselben Zeiteinheiten immer weniger Zellen auf der Oberfläche des Sediments ein. Vergleicht man nach der letzten Methode zwei Hefesuspensionen miteinander, so ergibt sich folgendes Bild. Wir wählen als Beispiel eine Biomalz- und eine 10 proz. Traubenzucker-Hefekultur. Bei graphischer Darstellung laufen die Kurven zunächst fast äquidistant, nähern sich aber mit fortschreitender Versuchsdauer immer mehr, bis sie sich schließlich kreuzen. Im Endverlauf der Kurve, in welchem die schweren Zellen bei beiden Suspensionen sedimentiert sind, und nur noch die leichten Zellen zur Wirkung kommen, zeigt sich der Unterschied. Während in der Traubenzuckerlösung noch fortdauernd Zellen absinken, sind sie in der Biomalzlösung schon fast völlig zum Stillstand gekommen, weil sie leicht sind. Es läßt sich hieraus der Schluß ziehen, daß die Biomalzlösung mehr leichte Zellen als die Traubenzuckerlösung enthält.

3. Auf einem völlig abweichenden Prinzip beruht folgende Methode. Füllt man eine nicht mehr gärende Hefesuspension in ein Reagenzglas oder eine nicht zu enge Glasröhre und läßt sie eine Zeitlang stehen, so beobachtet man, daß die Suspension sich klärt. Die Hefezellen setzen sich nieder und über ihnen steht das klare Suspensionsmittel. Hat die Suspension an einem ruhigen Orte ohne Erschütterung gestanden, so sieht man meist, daß sich die trübe Suspension gegen das klare Suspensionsmittel mit einem scharfen Trennungsstrich absetzt, der langsam nach unten wandert. Je größer die Sinkgeschwindigkeit ist, desto rascher wird der Trennungsstrich wandern. Durch Bestimmung der Wanderungsgeschwindigkeit des Absetzstreifens erhält man damit ein verwendbares Kriterium für die Sinkgeschwindigkeit. — Wie sich der Vorgang des Absinkens nach der Spiegelbildung von dem vorher sich abspielenden Prozeß des Sinkens unterscheidet, wurde nicht untersucht.

4. Ähnlich arbeitet die folgende Methode, nur daß bei ihr nicht der Trennungsstrich beobachtet wird, sondern wieder mit der Thoma-Kammer gezählt wird. Bei Beginn des Versuches wird aus der obersten Schicht ein Tropfen Suspension entnommen, und die Hefezellen werden ausgezählt. Sobald nun nach einigem Stehen sich gerade eine klare obere Schicht abzusondern beginnt, wird mit einer feinen Pipette aus der Suspensionsschicht unmittelbar darunter ein kleiner Tropfen entnommen und dieser ausgezählt. Ein Quotient aus beiden Zählergebnissen (nötigenfalls unter Zeitberücksichtigung) kann als verwendbarer Wert an Stelle der absoluten Sinkgeschwindigkeit benutzt werden.

5. Es bleibt noch eine Methode zu erwähnen übrig, die „Zentrifugiermethode“. Die Suspension wird in einem Zentrifugierröhrchen eine stets gleiche Zeit bei der gleichen Umdrehungszahl der Maschine zentrifugiert, hernach wird ihm ein Tropfen entnommen, dessen Inhalt mit der Thoma'schen Zählkammer ausgezählt wird. Vor dem Zentrifugieren wird die Gesamtzellenzahl festgestellt und aus beiden Werten die Prozentzahl leichter Zellen errechnet. Bedingung für die Gewinnung vergleichbarer Werte ist genaues Einhalten unveränderter Versuchsbedingungen, vor allem der Zentrifugierdauer und Tourenzahl der Maschine. Um das zeitraubende Auszählen zu umgehen, sind Versuche angestellt worden, die in der Suspension vorhandene Hefemenge auf anderem Wege zu ermitteln. Zunächst wurde versucht, die durch das Suspendieren der Zellen entstandene Trübung optisch zu bestimmen. Eine hinreichend genaue Unterscheidung war jedoch mit unbewaffnetem Auge nicht möglich; denn bei Verdünnungen 1 : 2, 1 : 3, 1 : 4, 1 : 8, 1 : 16 waren die benachbarten Stufen nicht voneinander zu unterscheiden. Das gelingt erst bei Suspensionen, deren Dichtigkeiten sich wie 1 : 4 verhalten. Mit einem geeigneten Kolorimeter lassen sich vielleicht brauchbare Resultate erzielen.

Auch kapillaranalytische Experimente waren ergebnislos. Einsaugen von Hefesuspensionen sowie von Hefe-Tusche-Gemischen verschiedenster Konzentration in Filtrierpapier und anschließende Behandlung der Flecken auf verschiedene Art und Weise zeitigten keine Ergebnisse, aus welchen sich auf die Dichtigkeit der verwendeten Suspensionen hätte schließen lassen können. Steighöhenversuche fielen von vornherein weg, da für sechs verschiedene Konzentrationen bei der Bestimmung der Tropfenzahl (und damit Größe) mit dem Traube'schen Stalagmometer diese als konstant gefunden worden war, und Tropfengröße und Kapillaritätskonstante proportional sind.

Es blieb also als einziges wirklich genaues und brauchbares Verfahren bei der Zentrifugiermethode das Auszählen der Zellen mit Hilfe der Zählkammer.

Eingehende Prüfungen lassen keinen Zweifel daran, daß die Zentrifugiermethode die genauesten Werte ergab. Sie ist daher vorzugsweise angewandt worden — vor allem da, wo es sich um besonders wichtige und grundlegende Versuche handelte.

Ergebnisse.

Einfluß der Lebensbedingungen auf das Gewicht der Hefen.

Zunächst seien einige Angaben über die verwendete Hefe, Art der Nährlösungen, Sterilisationstechnik usw. gemacht.

An Hefe stand ursprünglich eine obergärige Bierhefe zur Verfügung, welche aus Weizenbier einer Gießener Brauerei isoliert worden war. Später kamen noch zwei Weinhefen hinzu, Stamm „Laureiro" und „Steinberg", als Reinkultur von der Hefereinzuchtstation Geisenheim a. Rh. bezogen, sowie eine ober- und eine untergärige Bierhefe aus dem Berliner Institut für das Gärungsgewerbe. Die Hefestämme wurden sowohl in Biomalzlösung als auch auf Malzgelatine weitergezüchtet. Die angewandten Nährlösungen waren verschiedenster Art. Unter „Biomalzlösung" ist eine Lösung von Patermann'schem Biomalz in aqua dest. im Verhältnis 1:29 verstanden. Bei Herstellung dieser Lösung bilden sich Trübungen, die sich beim Kochen oder Sterilisieren zusammenballen. Mit Rücksicht auf die Ziele der Arbeit durften jedoch nur völlig klare Lösungen verwendet werden. Die ausgefallenen Stoffe wurden mittelst eines Zellulosefilters durch Absaugen mit der Wasserstrahlpumpe entfernt. Sterilisiert wurde in einem gewöhnlichen Dampfsterilisator 3—4 mal je 15—20 Minuten mit je 24 Stunden Unterbrechung. Zum Impfen wurden teils sterile Pipetten, teils Platin-, Platinit- und Chromnickeldraht[1])-Nadeln benutzt. Die angewandte Bierwürze war ungehopft und aus einer Gießener Brauerei bezogen. Als Gär- und Kulturgefäße dienten Erlenmeyerkölbchen verschiedener Größe, oft auch Reagenzgläser. Die angewandte Malzgelatine bestand aus der oben erwähnten Biomalzlösung 1:29 mit 10 proz. Gelatinezusatz.

[1]) W. Frieber: Chromnickeldraht als Platindrahtersatz bei bakteriologischen Arbeiten. Zentralblatt f. Bakteriol. Abt. 1, Orig. Bd. 86, 1921, p. 247—248.



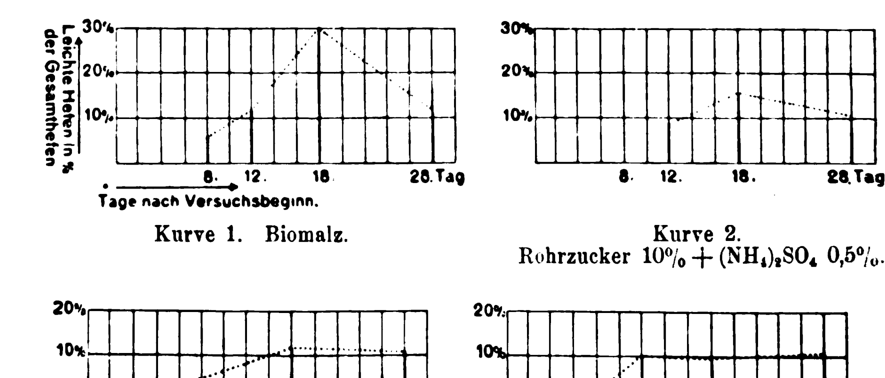
Die ersten Versuche ergaben folgendes. Hefe (obergärige Bierhefe), welche in Hefedekokt kultiviert war, ließ sich schwer abzentrifugieren, noch schlechter solche aus Biomalzkulturen, alte Kulturen in Bierwürze ebenfals sehr schlecht, junge dagegen bedeutend besser. Das gleiche Verhältnis zwischen jungen und alten Kulturen lag auch bei Biomalz- sowie bei 10proz. Traubenzuckerkulturen vor. Außerdem zeigte sich, daß alte Kulturen in Traubenzucker, dem etwas Hefedekokt zugesetzt war, noch schlechter zu zentrifugieren waren als solche in reiner Traubenzuckerlösung. Auf festem Nährboden (Malzgelatine) kultivierte, in Wasser suspendierte Hefe war gut zu zentrifugieren. Aus diesen Beobachtungen ließen sich zwei Schlüsse ziehen. Erstens: die Zentrifugierbarkeit hängt ab von dem Alter der Kulturen, und zwar scheint sie bei älteren schlechter zu sein wie bei jüngeren. Zweitens: sie ist abhängig von der Zusammensetzung der Nährlösung.

Es hatte sich gezeigt, daß die bei den Versuchen verwandte obergärige Bierhefe wenig geeignet war, da sie sich bei längerem Stehen in den Kulturen sehr fest zusammenballte und sich selbst durch kräftiges Schütteln sehr schlecht in einzelne Zellen teilen ließ. Versuche mit anderen Hefen ergaben, daß die beiden Geisenheimer Weinhefen „Steinberg“ und „Laureiro“ für unsere Versuchszwecke am besten geeignet waren und daher eine Feststellung der Zahlenverhältnisse durch Zählung anstatt Schätzung angemessen erscheinen ließen. Alles später Gesagte wird sich daher auf die Geisenheimer Hefen und auf die mit der Thoma'schen Zählkammer gewonnenen Werte beziehen.

Um hier schon einmal ganz kurz auf die Erscheinung der ungleichen Zentrifugierbarkeit einzugehen, sei einer meiner Versuche näher beschrieben. Eine Hefesuspension wurde stark geschüttelt, um die Zellverbände sowie die zusammengeklebten Zellen möglichst zu trennen. Hierdurch wurde auch die Möglichkeit ausgeschaltet, die beobachteten Differenzen in der Sinkgeschwindigkeit auf den oben erwähnten Unterschied zwischen Staub- und Flockenhefe zurückzuführen. Nach dem Schütteln wurde die Suspension in das Zentrifugierröhrchen gegeben, d. h. in ein unten verschlossenes Glasröhrchen von ungefähr 8 mm lichter Weite und 105 mm Länge. Dann wurde 10 Minuten mit 1020 Touren in der Minute zentrifugiert, eine Probe entnommen, ausgezählt und mit Hilfe der durch Auszählen vor dem Zentrifugieren erhaltenen Gesamtzellenzahl der Prozentgehalt an Zellen bestimmt, welche nach diesen 10 Minuten noch suspendiert waren. Verfolgte man den Vor-

gang etwas näher in seinen einzelnen Stufen, so war festzustellen, daß die Hauptmasse der Zellen schon nach ungefähr 2—4 Minuten abzentrifugiert war. Während der weiteren Dauer des Zentrifugierens setzte sich noch ein dünner Schleier von Hefen ab, und schließlich blieb in der überstehenden Flüssigkeit eine Anzahl Zellen suspendiert. Diese waren zweifellos leichter als die anderen, die sich sofort abgesetzt hatten, und welche von nun an als „schwere" bezeichnet werden sollen.

Eine andere Versuchsreihe wurde mit Hefe „Laureiro" angesetzt mit je 30 ccm folgender Nährlösungen: Biomalz, Traubenzucker 10 proz. + Asparagin 0,5 Proz., Traubenzucker 5 Proz. + Asparagin 0,5 Proz., Rohrzucker 10 Proz. + Ammonsulfat 0,5 Proz. Geimpft wurde mit ungefähr 0,5 ccm der Hefesuspension in Most. In den 0,5 ccm Flüssigkeit befanden sich etwa 60000 Hefezellen. Die Kulturen wurden im Dunkel aufbewahrt und jeden Tag einmal kräftig umgeschüttelt. Untersucht wurde nach 8, 12, 18 und 28 Tagen. Die genaueren Ergebnisse sind aus der graphischen Darstellung (Kurve 1—4) zu entnehmen.



Kurve 1. Biomalz.

Kurve 2. Rohrzucker 10% + $(NH_4)_2SO_4$ 0,5%.

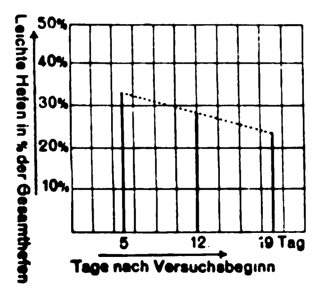
Kurve 3. Traubenzucker 5% + Asparagin 0,5%.

Kurve 4. Traubenzucker 10% + Asparagin 0,5%.

Es zeigte sich, daß der Prozentgehalt an leichten Zellen im allgemeinen mit zunehmendem Alter größer wurde, späterhin jedoch wieder mehr oder weniger stark abnahm. Eine zweite Versuchsreihe mit Hefe Steinberg ergab dasselbe. Nur ist hier zu beachten, daß der Versuch schon mit dem 19. Tage unterbrochen wurde, während die erste Reihe 28 Tage lief. Außerdem, wie schon bemerkt, war eine andere Hefenrasse verwandt worden. Immerhin ist

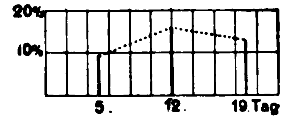
bei ihr dieselbe absteigende Tendenz im Endverlauf der Kurven 5—10 zu erkennen.

Bei der ersten Versuchsreihe lag der Höhepunkt der Prozentzahl leichter Zellen meist bei dem 18. Tage, bei der zweiten jedoch beim 12. oder noch früher. Ob der Grund dieser Unterschiede in den verschiedenen Heferassen lag, muß fraglich bleiben, da hierbei

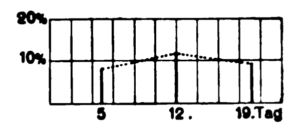


Kure 5. Pflaumendekokt.

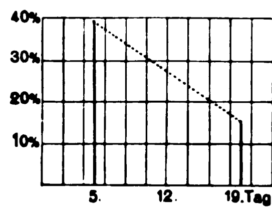
Kurve 6.
Rohrzucker 10% + 0,2% Citronensäure + 0,3% anorganische Salze.



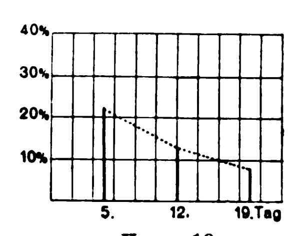
Kurve 7. Erbsendekokt.



Kurve 8. Maisdekokt.



Kurve 9.
Rohrzucker 10% + Torfdekokt + 0,5% Asparagin.



Kurve 10.
Rohrzucker 10% + 0,2% Citronensäure + 0,5% Asparagin.

auch verschiedene Nährlösungen angewandt worden waren: Pflaumendekokt, Rohrzucker 10 Proz. + Asparagin 0,5 Proz. + Torfdekokt, Erbsendekokt, Maisdekokt, Rohrzucker 10 Proz. + Zitronensäure 0,2 Proz. und Rohrzucker 10 Proz. + Asparagin 0,5 Proz. + Zitronensäure 0,2 Proz. Den synthetischen Lösungen waren noch 0,3 Proz. anorganische Nährsalze zugefügt (0,1 Proz. Magnesiumsulfat, 0,1 Proz. primäres Kaliumphosphat und 0,1 Proz. Calciumchlorid).

Der Vergleich der Versuchsreihen zeigt, daß Kulturen in Erbsen-

und Maisdekokt sich ähnlich verhalten. Zwischen Traubenzucker 5 Proz. und 10 Proz. mit Asparaginzusatz ist kein Unterschied festzustellen. Rohrzuckerlösungen mit Ammonium- oder Amidostickstoff scheinen durch Zitronensäurezusatz zu einer anfänglichen starken Steigerung des Prozentgehaltes an leichten Zellen angeregt zu werden; ähnliches scheint auch Torfdekokt zu bewirken. Bei diesen Versuchen war erst am 5., bei der ersten Reihe sogar erst am 8. Tage mit den Untersuchungen begonnen worden. Es drängte sich hiernach die Frage auf, wie die Änderungen im Durchschnittsgewicht der Hefezellen von Tag zu Tag vor sich gehen. Vor allem schien das Verhalten der Hefen in den ersten der Impfung folgenden Tagen eine nähere Prüfung zu erfordern.

Bei den bisherigen Versuchen waren zur Kultur Erlenmeyer mit 30 ccm Nährlösung benutzt worden. Bei der jetzt folgenden Reihe wurden die Hefen sogleich in den Zentrifugierröhrchen (10 ccm Inhalt, Durchmesser 8 mm) gezüchtet und täglich zentrifugiert. Daraus ergaben sich andere Bedingungen. Erstens war das Verhältnis des Volumens zur Oberfläche der Lösung ein ganz anderes wie bei den seitherigen Versuchen, und zweitens wurden die Hefen durch das tägliche Aufschütteln und Zentrifugieren viel intensiver von der Nährlösung umspült als bei ruhender Kultur. Deshalb war von vornherein anzunehmen, daß die Ergebnisse hier anders ausfallen würden als früher. An Lösungen wurden benutzt:

Biomalz: 1 Teil Patermann's Biomalz auf 29 Teile destilliertes Wasser.

Pflaumen: 63 g gedörrte Pflaumen mit 170 ccm Leitungswasser 36 Stunden kalt extrahiert und durch Watte filtriert.

Erbsen: 100 Erbsen mit 500 ccm aqu. dest. längere Zeit gekocht, filtriert, Filtrat nach weiterem Kochen nochmals filtriert und auf 500 ccm aufgefüllt.

Rohrzucker-Asparagin-Torf: 5 g Torf in 200 ccm aqua dest. 30 Minuten kochen, filtrieren. Hierzu 10 Proz. Rohrzucker und 0,5 Proz. Asparagin.

Rohrzucker-Chlorammon-Zitronensäure: 10 Proz. Rohrzucker, 0,5 Proz. Chlorammon, 0,2 Proz. Zitronensäure, 0,3 Proz. anorganische Salze (diese bestanden stets aus 0,1 Proz. primärem Kaliumphosphat, 0,1 Proz. Magnesiumsulfat und 0,1 Proz. Calciumchlorid).

Rohrzucker-Asparagin-Zitronensäure: 10 Proz. Rohrzucker, 0,5 Proz. Asparagin, 0,2 Proz. Zitronensäure, 0,3 Proz. anorganische Salze.

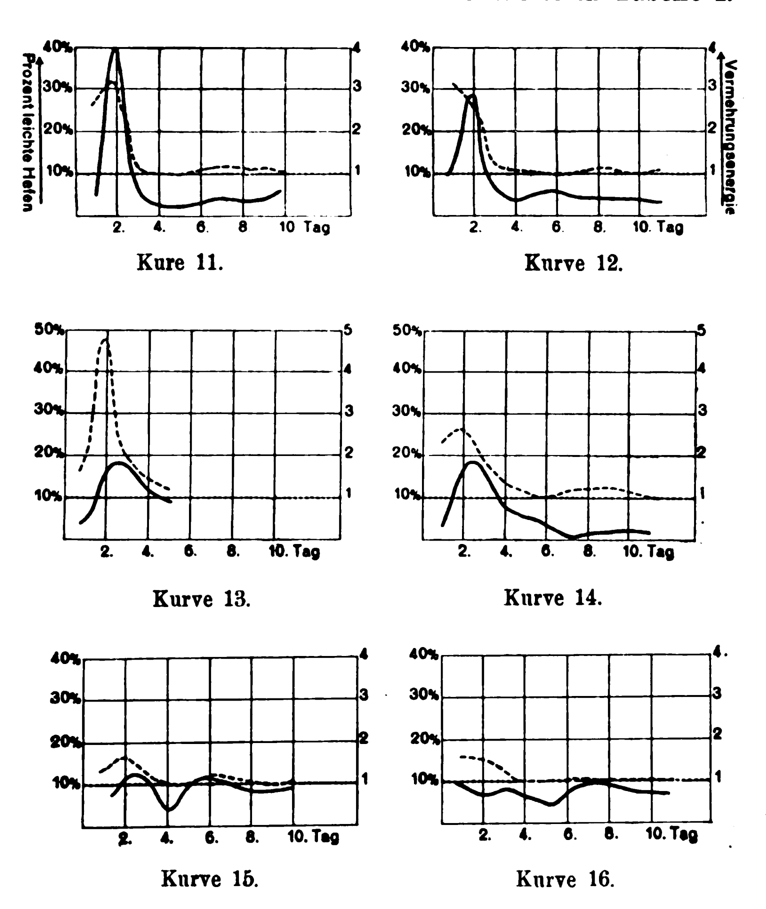
Rohrzucker-Ammonsulfat: 10 Proz. Rohrzucker, 0,5 Proz. Ammonsulfat, 0,3 Proz. anorganische Salze.

Traubenzucker-Asparagin: 10 Proz. Traubenzucker, 0,5 Proz. Asparagin, 0,3 Proz. anorganische Salze.

Rohrzucker-Chlorammon-Milchsäure: 10 Proz. Rohrzucker, 0,5 Proz. Chlorammon, 0,5 Proz. Milchsäure, 0,3 Proz. anorganische Salze.

Rohrzucker-Chlorammon-Phosphorsäure: 10 Proz. Rohrzucker, 0,5 Proz. Chlorammon, 0,5 Proz. Phosphorsäure, 0,3 Proz. anorganische Salze.

Der tägliche Prozentgehalt an leichten Hefen ist den folgenden graphischen Darstellungen (Kurven 11—22, ausgezogene Linien) zu entnehmen. Außerdem finden sich die Werte in Tabelle I.



Kure 11. Kurve 12.

Kurve 13. Kurve 14.

Kurve 15. Kurve 16.

Ta-

Laufende Nr.	Nr. der graphischen Darstellung	Heferasse	Nährlösung	1. Tag		2. Tag		3. Tag		4. Tag	
				% G.Z.	V.E. A.Z.	% G.Z.	V.E. A.Z.	% G.Z.	V.E. A.Z.	% G.Z.	V.E. A.Z.
1	1	S	Biomalz	4,32 18 980	2,73 820	42,11 63 640	3,3 2680	4,95 71 200	1,1 3500	2,83 77 600	1,09 2200
2	2	L	Biomalz	8,57 25 080	3,1 2150	28,7 70 400	2,8 2020	5,35 80 000	1,1 4280	3,55 90 000	1,1 3220
3	3	S	Pflaumendekokt	4,28 13 580	1,69 5810	17,21 65 400	4,8 11 260	18,86 123 000	1,8 23 200	10,3 184 000	1,5 19 040
4	4	S	Rohrzucker-Asparagin-Torfdekokt	2,44 18 840	2,35 460	17,01 50 900	2,7 8660	16,81 97 200	1,9 16 340	6,43 141 800	1,46 9120
5	5	S	Erbsendekokt	6,49 10 320	1,29 670	12,7 17 000	1,64 2160	10,74 20 300	1,2 2180	3,2 23 000	1,1 7380
6	6	L	Erbsendekokt	9,7 12 780	1,59 1240	6,15 19 000	1,5 1170	6,78 23 000	1,2 1560	6,73 26 000	1,1 1750
7	7	S	Rohrzucker-Chlorammon-Zitronensäure	20,67 24 140	3,01 4990	15,13 44 400	1,8 6720	10,0 66 200	1,5 6600	— —	— —
8	8	S	Rohrzucker-Asparagin-Zitronensäure	23,76 16 920	2,11 4020	11,96 64 000	3,7 7480	8,51 90 200	1,4 7680	— —	— —
9	9	L	Rohrzucker-Ammonsulfat	24,29 22 040	2,75 5360	5,56 41 000	1,8 2280	9,55 76 200	1,8 7260	2,54 119 800	1,5 2940
10	10	L	Traubenzucker-Asparagin	16,96 28 300	3,53 4800	2,8 90 000	3,18 2520	2,3 168 600	1,86 3880	— —	— —
11	11	S	Rohrzucker-Chlorammon-Milchsäure	19,09 21 580	2,69 4120	11,8 33 600	1,55 3980	13,91 54 200	1,61 7540	6,93 58 000	1,07 4020
12	12	S	Rohrzucker-Chlorammon-Phosphorsäure	16,34 18 600	2,32 3040	7,0 31 400	1,68 2200	5,85 52 600	1,67 3080	— —	— —

S = Hefe Steinberg
L = Hefe Laureiro
% = Prozent leichter Hefezellen

Zur Auswertung der Ergebnisse wurde wie folgt vorgegangen. Zunächst sind beim Vergleiche der Prozentkurven schon gewisse Gesetzmäßigkeiten festzustellen. Kurve 11 und 12 zeigen in der Hauptsache qualitative Übereinstimmung. Beide Male ist ja auch die Nährlösung dieselbe (Biomalz). Das gleiche läßt sich auch von den Kurven 15 und 16 sagen (Erbsendekokt). Innerhalb dieser beiden Gruppen 11 und 12 bzw. 15 und 16 ist, wenn kleinere Schwan-

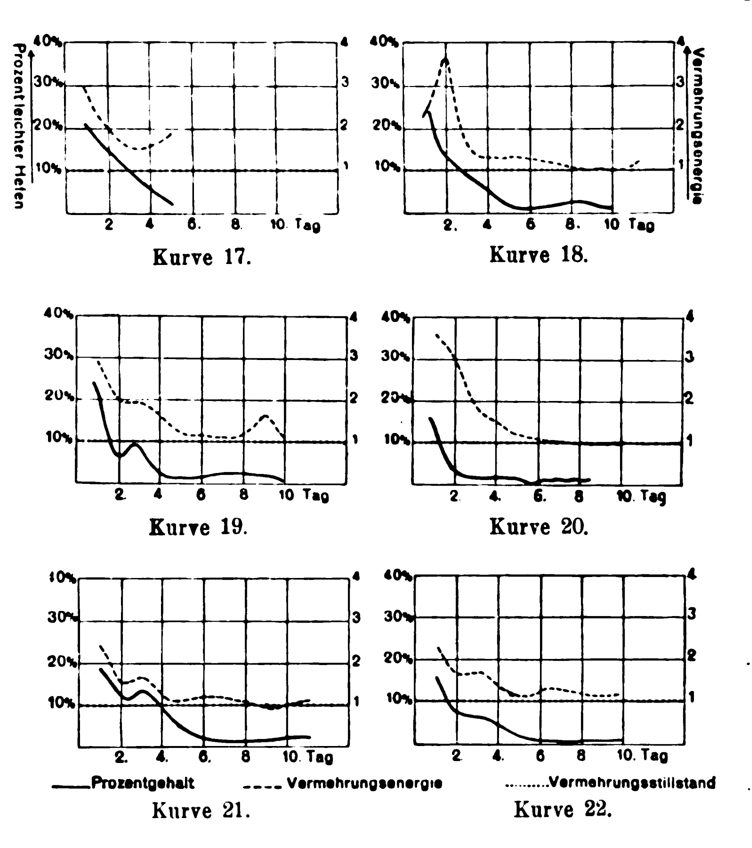
belle I.

5. Tag		6. Tag		7. Tag		8. Tag		9. Tag		10. Tag		11. Tag	
%	V.E.	%	V.E.	%	V.E.	%	V.E.	%	V.E.	%	V.E.	%	V.E.
G.Z.	A.Z.	G.Z.	A.Z.	G.Z.	A.Z.	G.Z.	A.Z.	G.Z.	A.Z.	G.Z.	A.Z.	G.Z.	A.Z.
2,68	1,05	3,63	1,09	—	—	3,68	1,1	—	—	6,99	1,1	—	—
82 000	2200	89 800	3260	—	—	100 000	3680	—	—	110 400	7660	—	—
5,07	1,01	—	—	4,86	1,02	—	—	4,0	1,02	—	—	2,55	1,07
91 000	4620	—	—	93 000	4520	—	—	95 000	3800	—	—	101 800	2600
10,0	1,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
230 400	23 560	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5,24	1,03	—	—	0,59	1,14	—	—	1,29	1,24	—	—	1,4	1,0
145 800	7640	—	—	166 800	1000	—	—	207 600	2680	—	—	207 600	2920
10,0	1,0	10,34	1,25	—	—	7,7	1,01	—	—	8,32	1,01	—	—
23 000	2360	29 400	3040	—	—	29 600	2280	—	—	29 800	2480	—	—
4,84	1,0	—	—	9,88	1,0	—	—	7,76	1,0	—	—	7,34	1,0
26 000	1260	—	—	26 000	2570	—	—	26 400	2050	—	—	26 400	1940
1,95	1,79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
118 600	2320	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,58	1,3	—	—	0,21	1,1	—	—	1,01	1,04	—	—	0,62	1,1
118 600	690	—	—	138 400	320	—	—	143 600	1450	—	—	158 800	1000
1,11	1,2	0,54	1,1	—	—	0,71	1,1	—	—	0,27	1,1	—	—
152 800	1710	170 000	920	—	—	190 000	1350	—	—	208 800	580	—	—
0,32	1,24	—	—	0,3	1,05	—	—	0,56	1,04	—	—	—	—
209 600	680	—	—	220 000	670	—	—	230 800	1310	—	—	—	—
2,63	1,12	—	—	1,35	1,09	—	—	1,6	0,99	—	—	0,49	1,09
65 000	5480	—	—	70 800	960	—	—	70 600	1130	—	—	77 000	380
1,53	1,02	0,79	1,22	—	—	0,56	1,18	—	—	1,57	1,22	—	—
54 000	830	66 400	530	—	—	78 400	440	—	—	95 800	1510	—	—

V.E. = Vermehrungsenergie
G.Z. = Gesamtzellenzahl
A.Z. = absolute Zahl leichter Hefezellen

kungen außer acht gelassen werden, ein Unterschied nur quantitativ zu bemerken, insofern als die Kurven 11 und 15 höhere Wellenberge zeigen als 12 und 16. Nun ist 11 und 15 Hefe Steinberg, 12 und 16 Laureiro; somit ist ein Beweis für den Einfluß der Heferasse auf die Bildung von leichten Zellen geliefert. Vergleicht man hingegen die beiden Gruppen miteinander, so bemerkt man, daß die Kurven 15 und 16 im großen und ganzen ohne starke Wellen-

bewegungen verlaufen, während 11 und 12 mit ihren starken Wellenbewegungen den bei Verwendung synthetischer Zuckerlösungen gewonnenen Kurven ähnlich sind, eine Wirkung, die vermutlich dem Zuckergehalt der bei 11 und 12 verwendeten Biomalzlösung zuzuschreiben ist. Dann zeigen z. B. die Kurven 11, 12, 13, 15 und 16 einen anderen Endverlauf wie die übrigen insofern, als bei Biomalz, Pflaumen- und Erbsendekokt sich auch im Endverlauf der Kurve noch einige Prozent leichte Hefen finden, während bei Zuckerlösungen



Kurve 17. Kurve 18.

Kurve 19. Kurve 20.

Kurve 21. Kurve 22.

(mit oder ohne Zusätze) die Kurven sich in diesem Stadium der x-Achse stark nähern, die Prozentzahl leichter Hefen also auf ein Minimum fällt. Weiter ist bei den Kurven 11—15 zunächst ein Ansteigen zu bemerken, die übrigen zeigen nur den steilen Abfall. Der Anstieg muß in diesen Fällen schon vor dem ersten Tage liegen, also früher wie bei den anderen Kurven. Diese letztgenannten Kurven entsprechen Rohrzuckerlösungen mit Ammonsulfat, Milch-,

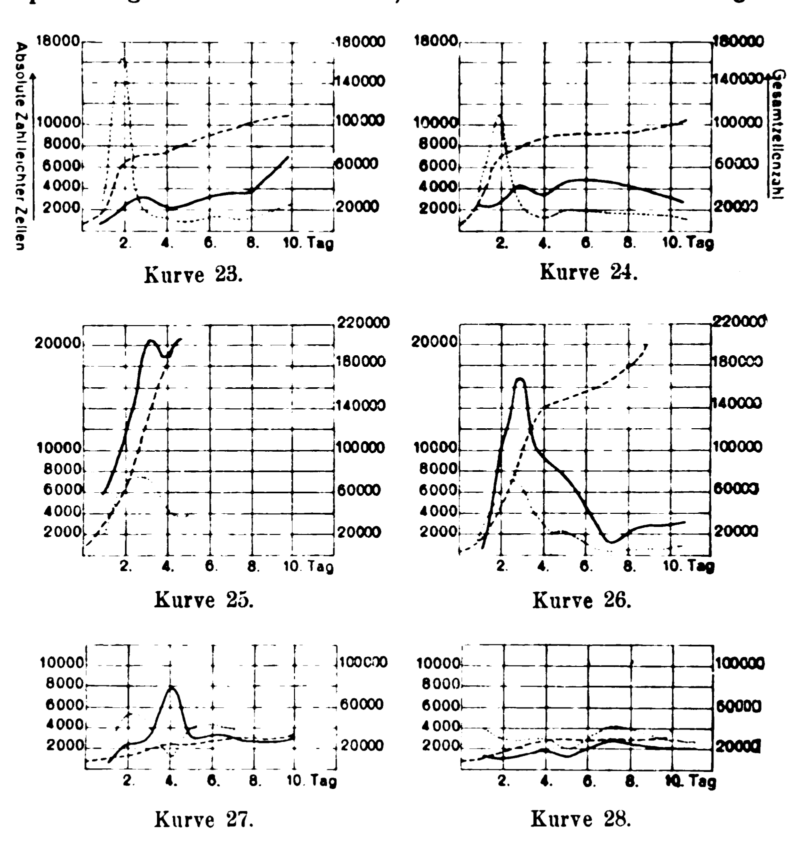
Phosphor- und Zitronensäure, außerdem einer Traubenzucker-Asparagin-Lösung. Für letztere ist das Verhalten vielleicht dadurch zu erklären, daß Traubenzucker für Hefe direkt zu verarbeiten ist, während Rohrzucker erst eine Inversion notwendig macht. Dann aber kann man, unter Ausschaltung der Traubenzuckerkurve, einen Einfluß der Säure hier geltend machen, denn Rohrzucker mit Asparagin und Torfdekokt (Kurve 14), sowie die Biomalz-, Pflaumen- und Erbsennährlösungen zeigen dieses Verhalten nicht.

Die Menge der angewandten Nährlösung hat insofern einen Einfluß, als bei größeren Mengen die Kurven größere Schwankungen zeigen, was später noch näher erörtert werden soll.

Wir wollen versuchen, die gefundenen Daten noch in anderer Weise zu verwerten. Konstruiert man eine Kurve der Gesamtzellenzahl (gestrichelte Kurven, S. 362/3) oder legt man der Kurvenkonstruktion statt der Gesamtzellenzahl die absolute Zahl leichter Hefen (ausgezogene Kurven, S. 362/3) zugrunde, so konstatiert man zwar Ähnlichkeiten der Kurven, die der nahen rechnerischen Beziehung von Gesamtzahl leichter Zellen zu Prozentzahl leichter Zellen (punktierte Kurven, S. 362/3) entsprechen; neue Tatsachen verspricht aber dieser Vergleich nicht.

Auch daraus, daß ich auf der Ordinate in regelmäßigen Abständen die Prozente leichter Hefen auftrug, auf der Abszisse in gleicher Weise die Gesamtzellenzahl, ergaben sich keine neuen Aufschlüsse; die resultierenden Kurven zeigen im wesentlichen das Bild der oben behandelten Prozentkurven, nur in verschiedenster Weise verzerrt. Aufschlußreicher war folgendes Verfahren. Wenn man überlegt, daß die Bildung leichter Zellen vor allem in den ersten der Impfung folgenden Tagen stattfindet, während welcher sich alle Zellen stark vermehren, so wird die Frage naheliegen, ob nicht die Bildung leichter Hefen in gesetzmäßiger Beziehung zur Vermehrung der Zellen stehe. Daß ein Vergleich der Prozentkurven mit den Kurven der absoluten Zellenzahl nichts ergeben hat, ist schon oben erwähnt. Nun gibt aber eine graphische Darstellung der Gesamtzellenzahl die Vermehrungsverhältnisse nicht klar zum Ausdruck. Einen besseren Einblick erhält man erst durch die Verwendung der Vermehrungsgeschwindigkeit oder V e r m e h r u n g s e n e r g i e. Wir ermitteln den Faktor, mit welchem die Zellenzahl einer Kultur zu multiplizieren ist, um die Zellenzahl des nächsten Tages zu erhalten. Findet keine Vermehrung mehr statt, so ist diese Zahl gleich 1. Ermittelt man diese Zahlen (Tabelle I) und trägt sie kurvenmäßig übereinander ein (gestrichelte Kurven, S. 357 u. 360), so werden

die Beziehungen der neuen Kurven mit den Prozentkurven deutlich. Man findet, daß die Kurven der Prozentzahl äquidistant mit denen der Vermehrungsenergie laufen. Die Übereinstimmung geht sogar so weit, daß bei denjenigen Versuchen, bei welchen die Kurve der Vermehrungsenergie Knicke und Unregelmäßigkeiten aufweist, diese in denen Prozentkurven wieder erscheinen. Besonders typische Beispiele ergeben die Kurven 19, 21 und 22. Einen zwingenden



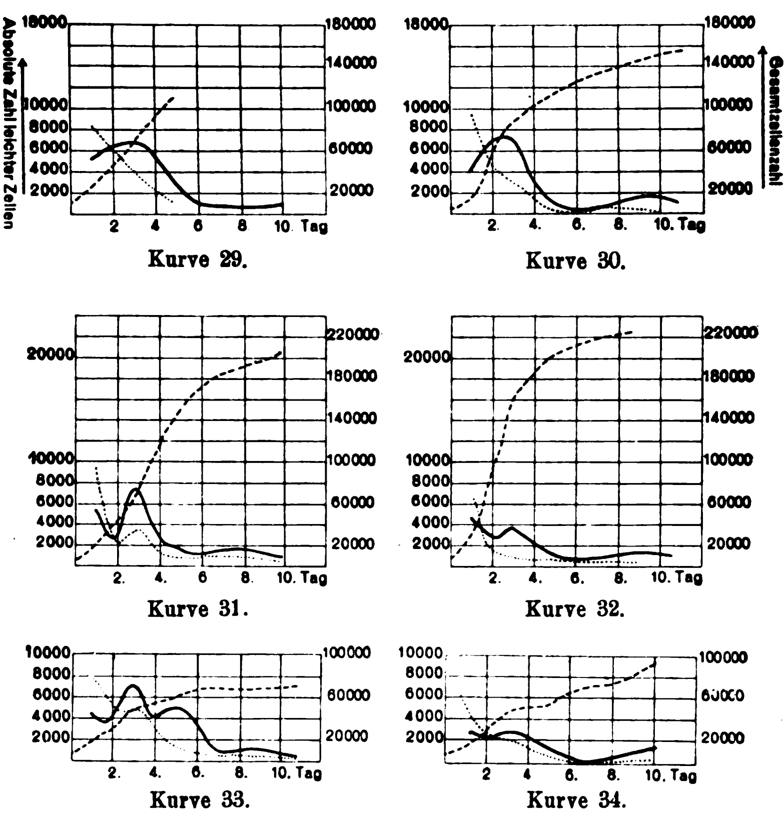
Kurve 23. Kurve 24.

Kurve 25. Kurve 26.

Kurve 27. Kurve 28.

Beweis dafür, daß diese Verhältnisse nicht nur in den hier angeführten Versuchen oder nur unter den von mir angewandten Bedingungen wahrnehmbar werden, bringt ein Versuch, bei dem die Hefe in Erlenmeyer mit 150 ccm Nährlösung kultiviert und jeden Tag eine Probe zum Auszählen und Zentrifugieren entnommen wurde. Hier war die Masse des Nährmediums und das Verhältnis von Volumen zu Oberfläche ein anderes als früher und ebenso die mechanische Behandlung der Kulturen. Wenn auch die Kurve, die

über die leichten Zellen des neuen Versuchs berichtet, merkwürdige Schwankungen aufweist im Gegensatz zu dem ruhigen Verlauf der Kurven der früheren Versuche, so wird doch auch an ihnen und gerade an ihrem bewegten Verlauf die vorhin ermittelte Abhängigkeit der Prozentzahl von der Vermehrungsenergie klar, da auch dieselben Schwankungen in der Kurve der Vermehrungsenergie ge-



Kurve 29. Kurve 30.

Kurve 31. Kurve 32.

Kurve 33. Kurve 34.

—— Absolute Zahl leichter Zellen. ---- Gesamtzellenzahl. .... Prozentzahl leichter Zellen.

funden werden. Ob bei den mit gleicher Wachstumsenergie sich entwickelnden Hefen verschiedener Rasse die beobachteten Unterschiede im spezifischen Gewicht der Zellen (vgl. Kurve 11 und 12 S. 357) auf die spezifischen Eigentümlichkeiten der verwendeten Rassen zurückzuführen sind oder bei besserer Ausschaltung schwer kontrollierbarer Fehlerquellen nicht zum Ausdruck gekommen wären, mag dahingestellt bleiben. —

Bei dem Wunsche, in die Mechanik der oben geschilderten Ver-

änderungen im Durchschnittsgewicht der Hefezellen näher einzudringen, machten sich erhebliche Schwierigkeiten fühlbar. Wenn es gelänge, die aus einer Zelle sich entwickelnde Schar oder Zellenfamilie auf das Gewicht ihrer Individuen vergleichend zu untersuchen, so ließe sich hoffen, auf die Hauptfrage Licht werfen zu können, die hier gestellt werden müßte: Rekrutieren sich die leichten Zellen einer Hefebevölkerung ausschließlich aus den jungen, d. h. zuletzt entstandenen Individuen, oder stellen vielmehr die alten Zellen, die schon auf dem Wege der Sprossung und Vermehrung sich verausgabt haben, das Hauptkontingent der leichten Zellen? Bei den jungen Zellen ein besonders geringes Gewicht zu vermuten, wird nahegelegt durch die Erwägung, daß sie ihr Wachstum und ihre Assimilationstätigkeit noch nicht abgeschlossen haben. Daß andererseits Zellen, die bereits Tochterzellen abgegeben haben, besonders leicht geworden sein können, ist ebenfalls eine der Prüfung bedürfende Möglichkeit, die in Schouten's[1]) Entdeckung von den Unterschieden zwischen alten und jungen Hefezellen hinsichtlich ihrer Lebensenergie eine Stütze findet. Die Möglichkeit, daß bei den geschilderten Kulturen von vorn herein Gemische leichter und schwerer Heferassen vorgelegen hätten, welche dann bei Weiterentwicklung gleichmäßig zunahmen, wird durch folgende Beobachtungen ausgeschaltet: Nimmt man zur Aussaat ausschließlich schwere Zellen, die man durch bestimmte Anreicherungsverfahren (Zentrifugieren) gewonnen und von den leichten Zellen getrennt hat, so zeigen auch die aus ihnen sich entwickelnden Kulturen die gleiche Differenzierung in leichte und schwere Individuen, wie sie oben geschildert wurde. Das gleiche wird erreicht beim Arbeiten mit Kulturen, welche aus einer Zelle gezüchtet wurden.

Ein Größenunterschied zwischen leichten und schweren Zellen ließ sich nicht feststellen, wie nachfolgende Messungen ergaben:

Versuch Nr. 1.

Schwere Hefezellen: 1,8 1,5 2,0 1,0 1,2 1,8 1,1 1,2 1,2 1,0 1,2 1,5 1,1 1,6 1,5 2,0 2,0 1,6 1,8 2,0 Teilstriche. 30,1 : 20 = 1,5 Teilstriche

Leichte Hefezellen: 1,6 1,6 1,4 1,3 1,0 1,0 1,3 1,3 1,1 1,4 1,0 1,3 1,2 1,0 1,2 1,0 2,0 1,8 1,3 1,4 Teilstriche. 26,2 : 20 = 1,31 Teilstriche.

Versuch Nr. 2.

Schwere Hefezellen: 1,0 1,1 1,4 1,2 1,0 1,5 1,3 1,2 1,2 1,2 1,0 1,3 Teilstriche. 14,4 : 12 = 1,2 Teilstriche.

Leichte Hefezellen: 1,0 1,1 1,0 1,1 1,1 1,1 1,0 1,1 1,4 1,1 1,8 1,0 Teilstriche. 13,8 : 12 = 1,15 Teilstriche.

---

[1]) Schouten, S. L.: Seniele Aftakeling van gistcellen (XVI. Nederl. Natuur-en Geneeskundig Congres 1917, s'Gravenhage).

Die Frage nach der Ursache der Differenzierung in leichte und schwere Hefen konnte auf diesem Wege also nicht beantwortet werden.

Weiterhin wurde versucht, aus dem physiologischen Verhalten leichter und schwerer Zellen Schlüsse auf ihre Herkunft und ihr Alter zu ziehen, wobei gleichzeitig der Wunsch maßgebend war, über die physiologischen Leistungen und Qualitäten der an leichten Zellen mehr oder minder reichen Kulturen etwas zu erfahren, insbesondere darüber, ob eine starke Vermehrung leichter Zellen für die Gesamtkultur in irgendwelchem Sinne Schwächung und Degeneration bedeutet.

Zuerst wurden Versuche angestellt über das Verhalten gegen Einwirkungen von außen (hohe Temperatur, Gifte, Austrocknen usw.). Dabei ergaben sich bemerkenswerte Unterschiede. Schwere Hefe war gegen höhere Temperaturen widerstandsfähiger als leichte: Letztere wurde bereits bei einer Temperatur abgetötet, die bei schweren noch eine Entwicklung zuließ. Streicht man Hefe, die etwa 10 Minuten erhöhter Temperatur (etwa 49°—53°) ausgesetzt war, auf einer Gelatineplatte aus, so entwickeln sich bei Verwendung schwerer Zellen die Kulturen rascher als bei Verwendung leichter Hefe, während ohne vorangegangene Erwärmung kein Unterschied zwischen diesen und jenen in der Entwicklungsgeschwindigkeit zu bemerken ist. Die Versuchsanordnung war folgende. Eine Hefesuspension wurde 10 Min. zentrifugiert. Die überstehende Flüssigkeit enthielt die leichten Zellen. Der Bodensatz wurde wieder aufgeschwemmt, 2 Minuten zentrifugiert, der neue Bodensatz mit neuer Flüssigkeit aufgeschwemmt, wieder 2 Minuten zentrifugiert, und dieses Verfahren zum dritten Male wiederholt. Der nun erhaltene Hefebodensatz bestand nur noch (oder fast ausschließlich) aus besonders schweren Hefezellen. Diese wurden wieder aufgeschwemmt zu einer Suspension derart, daß sie ungefähr die gleiche Anzahl Zellen enthielt wie die zuerst gewonnene Suspension leichter Zellen. Zum letzten Aufschwemmen war die durch Filtrieren von Hefezellen gereinigte ursprüngliche Nährlösung benutzt worden, damit die schweren Zellen den gleichen Bedingungen ausgesetzt waren wie die leichten. Von diesen Suspensionen wurde je 1 ccm in einem Reagenzglas 5 Minuten lang der gewünschten Temperatur ausgesetzt, in dem vorhin geschilderten Versuch also den Temperaturen 49°, 53° und 56° (Thermostat). Nach dieser Behandlung wurden von den Suspensionen Ausstriche auf Malzgelatineplatten gemacht (je 3 Ausstriche) und die Platten dann jeden Tag kontrolliert. Als Ausgangsmaterial waren 1, 3, 5 und 7 Tage alte Kulturen von Hefe „Laureiro“ in Biomalzlösung benutzt worden.

Die Ausstriche erfolgten am 16. V. Die Kulturen erschienen bei

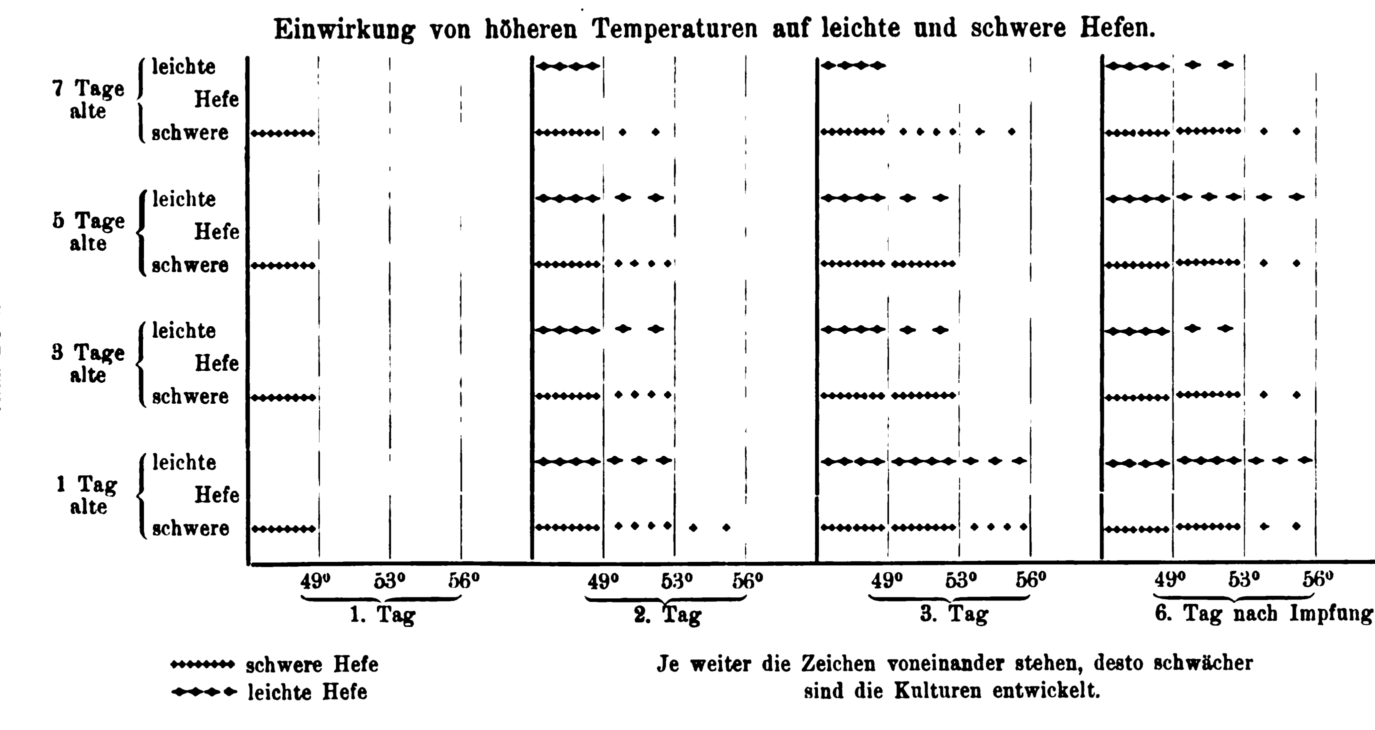
Schwere Hefe	1 Tag alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
„	„	5 Min. 49°		17. V.	++
				18. V.	+++
„	„	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	++
				19. V.	+++
„	„	5 Min. 56°		17. V.	—
				18. V.	+
				19. V.	++
				22. V.	++
Leichte Hefe	1 Tag alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
„	„	5 Min. 49°		17. V.	—
				18. V.	+++
„	„	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	++
				19. V.	+++
„	„	5 Min. 56°		17. V.	—
				18. V.	—
				19. V.	++
				22. V.	++
Schwere Hefe	3 Tage alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
„	„	5 Min. 49°		17. V.	++
				18. V.	+++
„	„	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	++
				19. V.	+++
„	„	5 Min. 56°		17. V.	—
				18. V.	—
				19. V.	+
				22. V.	+
Leichte Hefe	3 Tage alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
„	„	5 Min. 49°		17. V.	—
				18. V.	+++
„	„	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	+
				19. V.	+
				22. V.	+
„	„	5 Min. 56°		17. V.	—
				22. V.	—
Schwere Hefe	5 Tage alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
„	„	5 Min. 49°		17. V.	++
				18. V.	+++
„	„	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	++
				19. V.	+++
„	„	5 Min. 56°		17. V.	—
				18. V.	—
				19. V.	+
				22. V.	+
Leichte Hefe	5 Tage alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
„	„	5 Min. 49°		17. V.	—
				18. V.	+++
„	„	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	+
				19. V.	+
				22. V.	++
„	„	5 Min. 56°		17. V.	—
				19. V.	—
				22. V.	+

Schwere Hefe	7 Tage alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
"	"	5 Min. 49°		17. V.	++
				18. V.	+++
"	"	5 Min. 53°		17. V.	—
				18. V.	+
				19. V.	++
				22. V.	+++
"	"	5 Min. 56°		17. V.	—
				18. V.	—
				19. V.	+
Leichte Hefe	7 Tage alt	ohne Behandlung	am	17. V.	+++
"	"	5 Min. 49°		17. V.	—
				18. V.	+++
"	"	5 Min. 53°		17. V.	—
				19. V.	—
				22. V.	+
"	"	5 Min. 56°		17. V.	—
				22. V.	—

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse zeigt die graphische Darstellung Seite 368. Dabei ergab sich hinsichtlich des Alters der Kulturen noch die Tatsache, daß die leichten Hefen aus älteren Kulturen weniger widerstandsfähig waren als die aus jungen. Daß die Hefen abgetötet worden waren, wurde daran erkannt, daß auf den Ausstrichen sich keinerlei Entwicklung zeigte. Auf Schwächung wurde geschlossen, wenn makroskopisch sichtbare Kulturen erst später entstanden wie auf den Platten, auf welchen unbehandelte Hefen ausgeschieden worden waren — oder wenn die Kulturen nicht so stark entwickelt waren, und an Stelle des zusammenhängenden Striches nur einzelne Kolonien sich gebildet hatten. Die Schwächungen sind zweifellos noch besser bei der Einzellkultur zu erkennen, indem der Zustand der einzelnen Zellen mikroskopisch dauernd überwacht werden kann. Man kann sich hierbei der Lindner'schen Tröpfchenmethode [1]) bedienen oder fängt die Zellen wieder in Kapillaren [2]) ein, mit Vorteil unter Verwendung von Gelatine. Diese erstarrt dann in den Kapillaren, die Zellen werden im Medium fixiert und können nun bequem beobachtet werden.

[1]) Lindner, P.: Mikroskopische Betriebskontrolle in den Gärungsgewerben. 4. Aufl. Berlin 1905 p. 201 ff.

[2]) An dieser Stelle sei auf die vielseitige Verwendungsmöglichkeit von Kapillaren im Dienste der Gärungsphysiologie und Gärungschemie verwiesen. Oben wurde schon ihre Verwendung bei der Bestimmung von Sinkgeschwindigkeiten erwähnt. Große Bedeutung fällt ihnen da zu, wo es auf die Beobachtung einzelner Zellen ankommt. Die Kapillaren lassen sich mit Flüssigkeit oder später erstarrender Gelatine füllen, sind leicht markierbar, gewähren guten Schutz gegen Infektion, sind gut zu handhaben, brauchen auch bei großen und umfangreichen Versuchen wenig Platz, machen feuchte Kammern überflüssig usw., eine Menge von Vorteilen, welche für ihre vielseitige Anwendung spricht. Auch für Isolierungen sind sie zu verwenden (E. Küster: Kultur der Microorganismen, 1921, 3. Aufl., p. 56).


Einwirkung von höheren Temperaturen auf leichte und schwere Hefen.
7 Tage alte
5 Tage alte
3 Tage alte
1 Tag alte
leichte Hefe schwere
49° 53° 56°
1. Tag
2. Tag
3. Tag
6. Tag nach Impfung
schwere Hefe
leichte Hefe
Je weiter die Zeichen voneinander stehen, desto schwächer sind die Kulturen entwickelt.

Gelegentliche Versuche mit älteren Kulturen (56 Tage) zeigten hinsichtlich der verschiedenen Widerstandsfähigkeit der Hefeindividuen gegen höhere Temperaturen dasselbe Ergebnis.

Des weiteren wurde der Einfluß von Giften auf leichte und schwere Hefen untersucht und als solches Alkohol in höheren Konzentrationen gewählt. Um überhaupt einen Einfluß festzustellen, wurde ein Vorversuch ohne Rücksicht auf leichte und schwere Hefe angestellt. Ich ließ 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 und 40 Volumprozente Äthylalkohol je 18 Stunden auf Hefe in Suspension einwirken, hiernach wurden Ausstriche gemacht.

Der Grad der Entwicklung der einzelnen Kulturen nach 3 und nach 5 Tagen war folgender:

Alkoholkonzentration	Entwicklung nach 3 Tagen	nach 5 Tagen
0 Proz.	+++	++++
5 „	+++	++++
10 „	+++	++++
15 „	+++	++++
20 „	+++	++++
25 „	+++	++++
30 „	++	++++
35 „	+	++
40 „	—	+

Hiernach wurde für den Hauptversuch, zu welchem leichte und schwere Hefe auf die oben angegebene Weise gewonnen worden waren, Alkoholkonzentrationen von 30, 35, 40 und 45 Proz. angewandt bei einer Einwirkungsdauer von 18 Stunden. Die Ausstriche erfolgten am 25. V. Die Kulturen erschienen bei

schwerer Hefe	1 Tag alt	ohne Behandlung	am 27. V.	+++
„	„	30 Proz. Alkohol	27. V.	+++
„	„	35 „ „	27. V.	—
			28. V.	+++
„	„	40 „ „	30 V.	—
„	„	45 „ „	30. V.	—
leichter Hefe	1 Tag alt	ohne Behandlung	am 27. V.	+++
„	„	30 Proz. Alkohol	27. V.	—
			28. V.	++
„	„	35 „ „	30. V.	—
„	„	40 „ „	30. V.	—
„	„	45 „ „	30. V.	—
schwerer Hefe	4 Tage alt	ohne Behandlung	am 27. V.	+++
„	„	30 Proz. Alkohol	27. V.	+++
„	„	35 „ „	27. V.	—
			28. V.	+++
„	„	40 „ „	30. V.	—
„	„	45 „ „	30. V.	—
leichter Hefe	4 Tage alt	ohne Behandlung	am 27. V.	+++
„	„	30 Proz. Alkohol	27. V.	+
			28. V.	+++
„	„	35 „ „	30. V.	—
„	„	40 „ „	30. V.	—
„	„	45 „ „	30. V.	—

schwerer Hefe	7 Tage alt	ohne Behandlung	am 27. V.	+++
"	"	30 Proz. Alkohol	27. V.	+
			28. V.	++
			30. V.	+++
"	"	35 " "	27. V.	+
			28. V.	+
			30. V.	+++
"	"	40 " "	30. V.	—
"	"	45 " "	30. V.	—
leichter Hefe	7 Tage alt	ohne Behandlung	am 27. V.	+++
"	"	30 Proz. Alkohol	27. V.	—
			28. V.	+++
"	"	35 " "	30. V.	—
"	"	40 " "	30. V.	—
"	"	45 " "	30. V.	—

Die graphische Darstellung der Ergebnisse zeigt Seite 371:

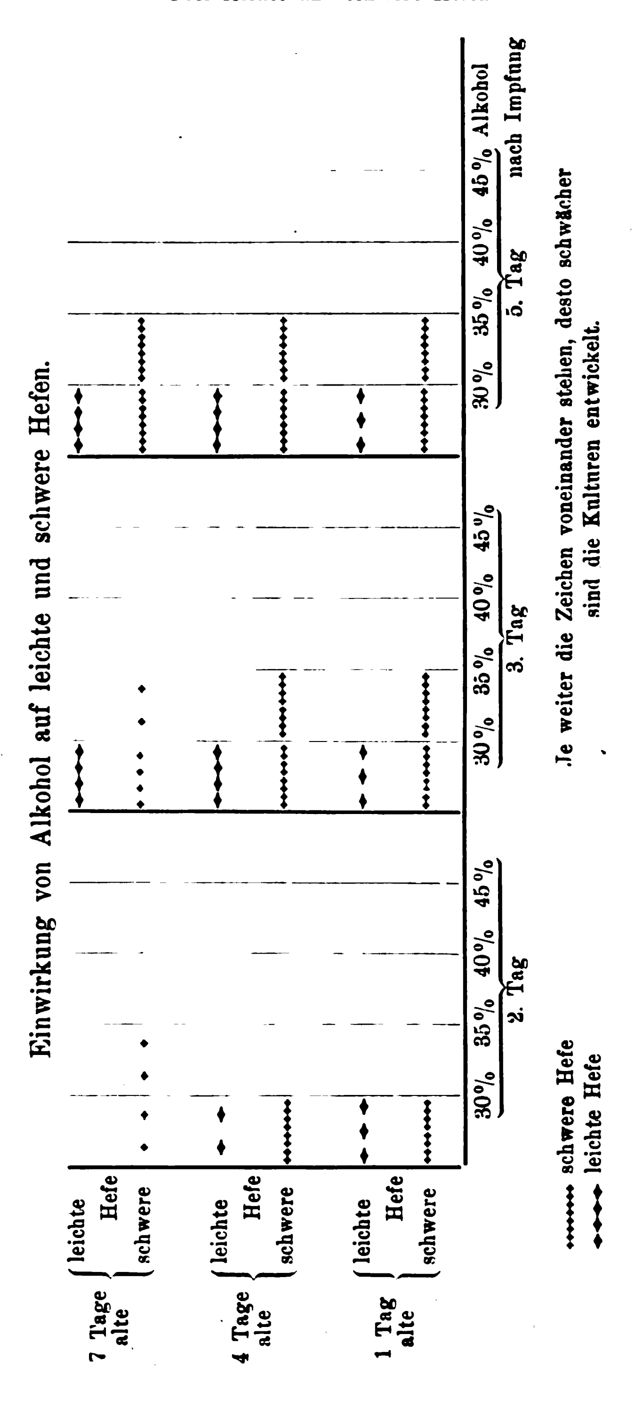
Auch hier zeigt sich, wie bei der Einwirkung hoher Temperatur, daß leichte Hefen weniger widerstandsfähig sind wie schwere.

Bei beiden Versuchsserien mußten die Hefen in ihrer Kulturflüssigkeit untersucht werden. Deshalb war es, um die schweren, abzentrifugierten Zellen in Kulturflüssigkeit aufzuschwemmen, nötig, diese von darin suspendierten leichten Zellen zu reinigen. Es gelang am besten durch Filtrieren unter vermindertem Druck durch ein Zellulosefilter, hergestellt aus in Wasser aufgeschwemmter Zellstoffwatte, welche in einer Röhre zu einem 3—4 cm hohen Pfropfen zusammengepreßt worden war.

Drittens wurde die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknen untersucht. Leichte und schwere Hefe wurde, in Nährlösung suspendiert, in ein steriles Reagenzglas gegeben, durch Umschütteln an den Wänden verteilt und so bei Zimmertemperatur eintrocknen lassen. Nach 7 Tagen wurde Nährgelatine zugegeben und festgestellt, wo sich eine Entwicklung zeigte. Hier war kein Unterschied zu bemerken, in allen Röhren zeigte sich Hefeentwicklung, auch wenn nach diesen 7 Tagen die eingetrocknete Hefe noch 15 Minuten bei einer Temperatur von 80° gehalten worden war. Ob Schädigungen eingetreten waren, ließ sich bei dieser Art der Versuchsanordnung nicht entscheiden. —

Kehren wir nach diesen Versuchen zu der Frage zurück, ob die frühen oder die späten Zellengenerationen das Hauptkontingent leichter Individuen liefern.

Vorausgesetzt, daß die Annahme zutreffend ist, daß Zellen, welche sich durch Sprossung verausgabt haben, extremen physikalischen und chemischen Einflüssen gegenüber minder widerstandsfähig sind als die durch Sprossung neu entstandenen, immerhin aber schon ausgewachsenen Zellen (daß es sich bei den leichten Hefen nicht um


Einwirkung von Alkohol auf leichte und schwere Hefen.
7 Tage alte
4 Tage alte
1 Tag alte
leichte Hefe schwere
30 % 35 % 40 % 45 %
2. Tag
3. Tag
5. Tag
Alkohol nach Impfung
schwere Hefe
leichte Hefe
Je weiter die Zeichen voneinander stehen, desto schwächer sind die Kulturen entwickelt.

kleine, noch unerwachsene Individuen handelt, wurde früher durch Messung festgestellt), so werden wir als wahrscheinlich folgern dürfen, daß unter den leichten Zellen einer Kultur sich mehr solche finden, welche ein oder mehrere Male gesproßt haben, als solche, welche unlängst erst durch Sprossung entstanden sind. Schlüsse auf das Alter unserer leichten Zellen im allgemeinen zu ziehen, wird schwierig, wenn nicht unmöglich sein. Wohl läßt sich der Nachweis erbringen, daß bei Aussaat leichter Zellen in neuer Nährlösung normal wachsende Kulturen entstehen, deren Bestand sich durch Zentrifugieren in leichte und schwere Zellen trennen läßt; wohl läßt sich ferner zeigen, daß die absolute Zahl an leichten Zellen in solchen Kulturen abnimmt (Tabelle I); ob aber aus solchen Befunden der Schluß gezogen werden darf, daß leichte Zellen wieder schwerer werden können, muß zweifelhaft bleiben, so lange mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß leichte, verausgabte Zellen auf autolytischem Wege einen physiologischen Tod sterben, und ihre Substanz auf autolytischem Wege verschwindet oder dem Nachweis sich entzieht.

Zusammenfassung:

Bei der Kultur von Hefezellen bilden sich neben den normalen Hefen solche, welche ein besonders geringes spezifisches Gewicht besitzen. Ihre Entstehung ist abhängig von der Heferasse, von der Zusammensetzung der Nährlösung und von den Kulturbedingungen. Den stärksten Einfluß übt die Vermehrungsenergie aus, mit welcher sie eine einfache Proportionalität verbindet. Physiologisch sind die leichten Zellen durch eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen extreme physikalische und chemische Einflüsse gekennzeichnet.

Künftige Untersuchungen werden zu prüfen haben, inwieweit die hier behandelten Unterschiede zwischen schweren und leichten Hefen auch in der Praxis eine Rolle zu spielen vermögen. Ausschlaggebend kann bei manchen Fragen, vor welche diese stellt, vielleicht das unterschiedliche physiologische Verhalten leichter und schwerer Individuen werden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Küster, meinen aufrichtigsten Dank dafür auszusprechen, daß er mich in das Studium der Gärungsphysiologie und Gärungschemie eingeführt hat. Besonders möchte ich ihm danken für das große Interesse, das er meiner Arbeit gewidmet hat, und welches sich in seinen ständigen wertvollen Anregungen kundgab.

On a *Tetrachilomastix* n. sp. parasitic in human intestine.

By
G. C. Chatterjee in Calcutta.

(With Plate 23 and 24.)

This intestinal flagellate is very commonly found in this country in the stools of patients suffering from chronic intestinal complaints. It seems that it has not much pathogenic property. In one case, in particular, it was found in large numbers along with innumerable *Entamoeba coli*, the only complaints from which the patient was suffering, were anaemia and colicky pain over the abdomen from which a provisional diagnosis of duodenal Ulcer was made.

Description of the parasite in living state.

These parasites are very active in fresh conditions — the capacious cytostome is seen without the least difficulty. This character distinguishes it from all other flagellates found in the intestinal contents of people of this country. The peculiar gyratory movement is also characteristic — the parasite moves round a centre formed by the front end of the parasite and also around its own axis. It is elongated in shape, and it is a little curved. When the movement of the parasite slows down a little, an undulating membrane can be made out as a wavy band beginning from the anterior end and terminating near the posterior end.

Stained preparations.

Four types of the parasites can be made out in stained preparations:

1. Large elongated parasites.
2. Small oval ones.
3. Precystic condition of the parasite.
4. Cysts.

Large sized elongated parasites.

They vary in size, some of them being as long as 36 μ and 2 μ broad, others are 16—20 μ long and 6 μ broad. The parasite has got, besides anterior and posterior ends, a dorsal and a ventral or cytostomic border.

The following organelles are found in this parasite:

1. Nucleus. 2. Two pairs of Basal granules. 3. 4 free anterior flagella. 4. A well defined smooth lined cytostome. 5. An undulating membrane lined by a flagellum beginning from near the nucleus crossing the cytostome obliquely and running along the whole length of the rest of the body of the parasite and ending near the posterior end.

No structure like parabasal, parastyle or intra cytostomic flagellum, or axostyle is found.

The nucleus is, in fully decolorised specimen, ring shaped and a central massive carysome can be made out. The nucleus is situated on the edge of the cavity of the cytostome, at its anterior end.

Two pairs of basal granules can be made out situated immediately in front of the nucleus.

There are four flagella. — If the *Tetrachilomastix intestinalis* of Sangiorgi be left out of consideration, it being found by him in a single case in Italy, all observers in describing *Chilomastix* of human intestine, agree in attributing to it three free flagella and not four; and so on this point, I like to lay special emphasis that in all my specimens, the four flagella are clearly made out without the least difficulty.

Cytostome is a capacious cavity situated ventral to the nucleus and passes down to nearly $^1/_3$rd of the length of the parasite; it is lined by a continuous line (peristomal fiber Plate 24 Fig. 12) which shows thickening at certain points. This peristomal fiber takes a very dark staining. It is sometimes seen as composed of two parallel lines.

Undulating Membrane. — It begins from near the origin of the free flagella passes to the ventral border. Here a fold like a lip like organ can clearly be seen in some specimens (Plate 23 Fig. 8). It crosses the cytostomic cavity obliquely, passes towards the dorsal border, and then runs parallel to the border and ends near the posterior end; the flagellum attached to it then becomes free. In some the undulating membrane does not cross the cytostome. The elucidation of the relation of the undulating membrane and the peristomal fiber of the cytostome to the cavity of the cytostome is very difficult. In clearly differentiated specimens the membrane can be seen (Plate 23 Fig. 3) crossing the cytostomic cavity as a thin membrane and passes over to the ventral border. It is situated on a different plane to the cytostome. I never found a single specimen in which the undulating membrane, was seen lying longitudinally within the cavity of the cytostome and terminating there.

6. The posterior end is very pointed and elongated in many specimens. In many, the attachment of the undulating membrane makes it thick. In some the free end of the attached flagellum can be seen separate from the pointed end (Plate 23 Fig. 4 and 7).

Small oval parasites.

(Plate 24 Fig. 1—12.)

These differ from the above, in being very small in size, many being 5—6 μ long and 2—3 μ broad, also the free flagella being very much longer. The four flagella are often united and form a lash like organ and is fully four or five times the length of the parasite (Plate 24 Fig. 12). The cytostome is not very prominent and can be made out as an oval shaped unstained space. The undulating membrane is very conspicuous. It crosses the cavity of the cytostome and passes to the dorsal border and then the attached flagellum becomes free — the free end of the flagellum is very clearly seen in Plate 24 Fig. 5 and 6.

Precystic stage.

(Plate 24 Fig. 13—18.)

A large number of elongated and oval parasites are seen surrounded by a thick lining membrane; between this lining membrane and the stained body of the parasite a clear unstained portion is seen, there cannot be any doubt that this condition is just prior to the cystic stages.

Cyst.

(Plate 24 Fig. 19—24.)

Cysts are found in varying stages. In many, the nucleus and the cytostome and undulating membrane can be seen; in others these can not clearly seen. In these, the uncolored space between the cyst wall and the stained portion of the cyst can be made out and also the cytostome cavity.

Identification.

The presence of a clearly lined capacious cytostome differentiates it from *Trichomonas*. Besides the absence of an axostyle and the presence of four flagella in this parasite are diagnostic points, though recent workers (Kofoid and Reuling) have proved that *Trichomonas* has got 4 and not 3 flagella. The presence of four flagella and extra cytostomic undulating membrane distinguish it from *Chilomastix mesnili*. *Tetrachilomastix intestinalis* (Sangiorgi) has not got any extra cytostomic undulating membrane. So it is evidently a new species. The structure of the nucleus, the presence of the cytostome and the character of the cysts point out that it is a species allied to *Chilomastix*.

I designate it as *Tetrachilomastix bengalensis*.

It is rather strange that this parasite which is very common in this country escaped the notice of the renowned workers who came from England to study the intestinal parasites in soldiers stationed during the war in Egypt, Mesopotomia and Macedonia, among whom there were thousands of Indians.[1])

India, Bengal, Calcutta, the October 1922.

---

[1]) It seems to me quite within the range of possibility that *Chilomastix mesnili* will be proved at some future date by some observer to posses 4 free flagella and not three and the intra cytostomic undulating membrane will be proved to pass beyond the cavity; the spiral groove described by Kofoid and Swezy and Dobell is probably an undulating membrane. So the necessity for creating a new species different from *Chilomastix mesnili* will not arise. I have no option at present but to designate it as a new species.



Reference.

1921 Kofoid, C. A. and Swezy, O.: The flagellate infection of the human digestive tract. Nelson's Loose Leaf Encyclopedia of Living Medicine Vol. 5 1921.

1920 — —: On the Morphology and Mitosis of Chilomastix mesnili (Wenyon).

1916 Fonseca, O. O. R. da: Estudes Sobre os Flagellos parasitos dos mamiferos de Brazil. Mem. Inst. Oswaldo 8, 5—40.

1921 Bělař: Protozoenstudien. III. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 H. 3 p. 432.

1921 Reuling, F.: Zur Morphologie von Trichomonas vaginalis (Donné). Arch. f. Protistenk. Bd. 42 H. 3 p. 347.

1913 Jollos, V.: Darmflagellaten des Menschen. Kolle u. Wassermann, Pathogen. Microorganismen, Jena.

1917 Sangiorgi: Tetrachilomastix Intestinalis (Sangiorgi). Refered by Kofoid and Swezy.

Dobell, C. and O'Conner, F. W.: Intestinal protozoa of man. London.

Description of the plates.

The specimens were fixed in fresh condition and stained by Iron Hematoxylin stain drawn under $^1/_{12}$ oilimmersion lens and 4 eye piece.

Plate 23.

Fig. 1 and 2 represent elongated parasites.

Fig. 3 shows clearly the circular ring shaped nucleus (n) with a caryosome (k) four free flagella, the cytostome (c) with the peristomal fiber (p) and the undulating membrane (u).

In Fig. 7 and 8 a portion of the undulating membrane can be seen as lip like organ.

In Fig. 8 and 2 the undulating membrane is seen crossing the cytostome.

Fig. 2 represents a very elongated parasite, the undulating membrane seems to be arranged longitudinally in the cytostome but it does not end there. Besides, when it was seen under microscope it was seen to be situated on a plane superficial to the cytostomic cavity.

Plate 24.

Fig. 1—12 shows oval small parasites.

Fig. 5 and 9 are type specimens of this class of parasites — the cytostome is not very prominent, the undulating membrane is very conspicuous, the flagella are very long.

In Fig. 6, 7 and 8 the free end the of flagellum attached to the undulating membrane is very prominent.

Fig. 13—18 shows parasites in precystic stage.

In Fig. 17 the space between the capsule and the stained portion of the parasite is clearly seen. The flagella are not clearly made out.

Fig. 19—25 shows the cysts.

In Fig. 21 cytostome cavity and undulating membrane are seen.

Kleinere Mitteilungen.

Eine Entwicklungshemmung bei *Peridinium borgei* und ihre Folgen.

Von
E. Lindemann, Berlin-Tempelhof.

(Hierzu 7 Textfiguren.)

Peridinium borgei Lemm. ist eine seltene Dinoflagellate und bisher meines Wissens erst zweimal gefunden: einmal in Schweden und einmal in Österreich-Ungarn. Herr Dr. Borge-Stockholm hatte die Liebenswürdigkeit, mir durch das dortige Reichsmuseum eine Probe mit *P. borgei* zusenden zu lassen, wodurch ich in den Stand gesetzt wurde, diese Form eingehend zu studieren. Ich sage hierfür Herrn Dr. Borge auch an dieser Stelle meinen besten Dank.

Da die normale Form bisher nicht genügend bekannt war und auf Grund neuerer Untersuchungen besser begründet werden kann, so sei es mir an dieser Stelle gestattet, auch diese zu besprechen.

Die Probe, welche auch Lemmermann untersucht hat, enthielt *P. borgei* in den verschiedensten Größen: kleine „*Glenodinium*-Stadien“, welche bereits die Täfelung meist gut erkennen ließen, und größere Formen, die in ihrer Gestalt variabel waren und zwischen kugeligen und eiförmigen Umrissen mit zugespitzter Epivalva wechselten. Die meisten Exemplare waren mit der von anderen Peridineen bekannten Gallertumhüllung versehen, welche hier aber besonders dicht war und bei Färbung mit Methylenblau deutliche Stäbchenstruktur zeigte.

Die Diagnose von *P. borgei* Lemm. (Fig. 1—5) muß nach meinen Befunden folgendermaßen lauten:

Zellen kugelig bis eiförmig, dorsoventral wenig zusammengedrückt. Kugelige Formen bis 45 μ lang, ebenso breit; eiförmige bis 54 μ lang, etwa 40 μ breit. Apex vorhanden. Querfurche schwach linkswindend; Längsfurche kaum auf die Epivalva übergreifend, bis zum Hinterende reichend. Epivalva ein wenig größer als die Hypovalva; mit 6 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap. Die r hat die Neigung, sich der Längsfurche gegenüber etwas nach der linken Seite zu verschieben. Hypovalva halbkugelig, mit 5 pst + 2 at. Die beiden at sind zuweilen ungleich groß. Areolierung meist schwer sichtbar, auf der Hypovalva oft stärker. Sie ist gewöhnlich sehr zart und weitmaschig,

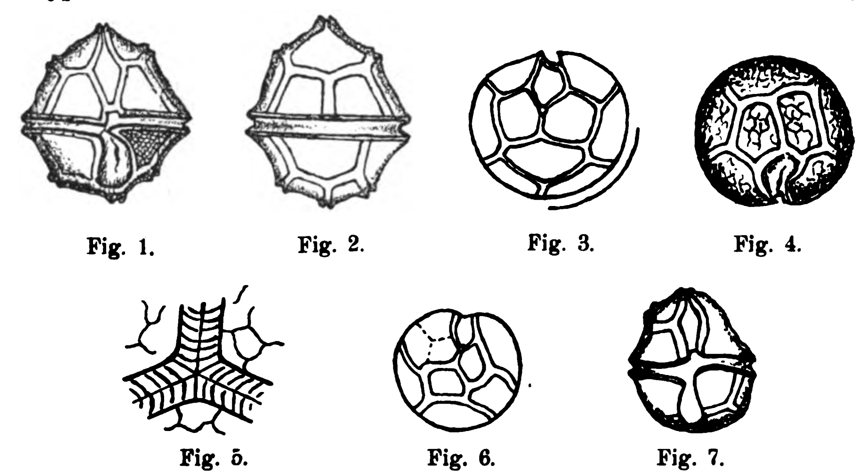


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 1. *Peridinium borgei* Lemm. Ventral. In die linke erste pst ist die seltenere grobe, engmaschige Areolierung eingezeichnet.

Fig. 2. Dasselbe. Dorsal.

Fig. 3. Dasselbe. Epivalvatäfelung.

Fig. 4. Dasselbe. Hypovalvatäfelung. Die feine Areolierung beginnt sich, eben sichtbar, weitmaschig anzulegen.

Fig. 5. Dasselbe. Treffpunkt dreier Interkalarstreifen. Stark vergrößert.

Fig. 6. Dasselbe. Abnorme Epivalvatäfelung. Die durch Entwicklungshemmung verkümmerten Interkalarstreifen sind ihrer ungefähren Lage nach durch punktierte Linien angegeben.

Fig. 7. Dasselbe. Ventralansicht der Form mit abnormer Epivalvatäfelung.

Die Fig. 1—4 sind mit Leitz Obj. 7 b, Oc. 4, Fig. 5 mit $^1/_{12}$ Ölimm. Oc. 4 und die Fig. 6 u. 7 mit Obj. 6, Oc. 4 gezeichnet.

(Ölimm.), entwickelt sich aber auch sehr engmaschig und grob. Interkalarstreifen oft sehr breit, ihre Ränder hoch vorgewölbt. In ihrer Mitte verläuft eine feine Linie, von welcher nach den Rändern grobe

Streifen ausstrahlen. Chromatophoren zahlreich, scheibenförmig. Häufig Ölkugeln im Innern der Zelle.

Die Täfelung dieser Form hat große Ähnlichkeit mit derjenigen von *P. penardi* Lemm. Sie unterscheidet sich von der letzteren nur durch den kurzen Interkalarstreifen, welcher sich zwischen dem Apex und der dap befindet. Trotzdem halte ich *P. borgei* für eine gute Art, die in ihrer ganzen Erscheinung zur Gruppe *P. laevemarssoni* gestellt werden muß. Hierfür spricht vor allem die, wenn auch geringe, Asymmetrie der ventralen Panzerhälfte, sowie die an ihren Rändern erhöhten Interkalarstreifen, die in dieser Form bei anderen Peridineen selten sind. Daß *P. penardi* eine „Jugendform" von *P. borgei* sein könnte, erscheint mir ausgeschlossen.

Wie bei anderen Peridineen, so kommen auch bei *P. borgei* Entwicklungshemmungen in bezug auf die Ausbildung der Panzertäfelung vor. Die Ursachen solcher Hemmungen bleiben meist verborgen, weil sie niemals für den Beobachter sichtbar in die Erscheinung treten. Ich bringe nun hier einen seltenen Fall zur Kenntnis, der meines Erachtens sehr klar liegt, und dessen Wirkungen auf die Ausbildung der ganzen Form hier besprochen werden sollen (Fig. 6 u. 7).

Ein Exemplar von *P. borgei* zeigte in seiner Epivalvatäfelung die Abnormität, daß außer fünf pr und der r nur die dap und die rvap ausgebildet waren. Die ganze Täfelung gewann hierdurch ein merkwürdiges, zunächst nicht verständliches Aussehen. Bei näherer Untersuchung zeigte es sich jedoch, daß dieses Exemplar gerade in einem Stadium zur Untersuchung gekommen war, in dem sowohl die beiden Interkalarstreifen, welche die lvap begrenzen, als auch der von dieser Platte zur Querfurche ausstrahlende Interkalarstreifen zwischen der 5. pr[1]) und der 6. pr e b e n i n i h r e r A n l a g e f ü r d e n B e o b a c h t e r s i c h t b a r g e w o r d e n waren. Diese Streifen waren in ihrer Entwicklung augenscheinlich gehemmt, und ohne Kenntnis der normalen Form würde man dieselben gar nicht bemerken oder ihnen doch keinerlei besondere Bedeutung beimessen können. Da jedoch diese Streifen zusammen mit den normal ausgebildeten die ganze Epivalvatäfelung lückenlos ergeben, so sind sie geeignet, uns durch die dem Auge sichtbaren Wirkungen, die durch ihre mangelhafte Ausbildung für die ganze Form in die Erscheinung treten, wichtige Aufschlüsse über die Entwicklung der ganzen Täfelung bei den Peridineen zu geben. Die Natur selbst

[1]) Über die Plattenbezeichnung siehe Arch. f. Protistenk. Bd. 39 p. 217.

ersetzt hier gewissermaßen den Experimentator, indem sie die Bedingungen des Experiments schafft, und die Ergebnisse desselben sind hier in der Tat zu verwerten, weil die Bildung der Interkalarstreifen stets, wie meine umfangreichen Untersuchungen gezeigt haben, mit fast mathematischer Sicherheit vor sich geht.

Zunächst haben wir hier den bemerkenswerten Fall vor uns, daß bei ein- und demselben *Peridinium* verschieden weit entwickelte Interkalarstreifen vorkommen. Wenn diese Erscheinung auch bisher noch nicht nachgewiesen wurde, so steht sie doch nicht vereinzelt da. Untersuchungen über Kryptoperidinien, welche ich demnächst zu veröffentlichen gedenke, werden zeigen, daß bei diesen Formen solche Erscheinungen gar nicht selten sind. Bei gepanzerten Peridineen sind sie bisher noch nicht mit Sicherheit nachzuweisen gewesen.

Welches sind nun die sichtbaren Wirkungen, welche von der Entwicklungshemmung durch die drei genannten Interkalarstreifen ausgehen?

Im allgemeinen hat sich der ganze dorsale Teil der Epivalva nach der linken Seite gedreht; hierdurch ist vor allem die dap zum größten Teile auf die linke Seite gerückt. Besonders aber sind die Interkalarstreifen zwischen den pr in Mitleidenschaft gezogen: derjenige zwischen der 1. pr und 2. pr ist bereits stark im Sinne des Urzeigers gedreht, die nächsten spreizen stark und der zwischen der 3. pr. und 4. pr gelegene ist fast auf die linke Seite gerückt. Endlich aber der zwischen der 4. pr und 5. pr ist ganz zur r gekrümmt, als ob er die durch die fehlenden Streifen entstandene Lücke auszufüllen bestrebt wäre.

Für die Systematik ist nun von Wichtigkeit, wie sehr die ganze Form hierdurch in ihrem Aussehen geändert wird! In der Rückenansicht wird die Epivalva unsymmetrisch, indem die linke Seite abgeflacht wird. Aber die ganze Form hat ein anderes Aussehen angenommen, sie ist schief, mehr zugespitzt und auf den ersten Blick als abweichend erkennbar. Indessen kann nicht mit Sicherheit behauptet werden, daß ihre größere dorsoventrale Abplattung, ihre ovale Umrißform und ihre starke, doch feinmaschige Areolierung durch die beschriebene Entwicklungshemmung hervorgerufen sind.

Vorliegende Beobachtungen sind geeignet, uns in zwei wichtigen Punkten Klarheit zu verschaffen:

In der Peridineensystematik sind — früher auch von mir — zahlreiche Formen beschrieben worden, die ihre Entstehung irgendwelchen Entwicklungshemmungen verdanken. Solche Formen erkennt

man u. a. daran, daß sie in den Populationen einzeln auftreten. Dieselben können selbstverständlich keine neuen Arten sein.

Bei der Entwicklung des Peridineenpanzers ist die Gestalt der Tafeln nicht ein für allemal festgelegt. Die Interkalarstreifen stehen gleich einem statischen System von Kräften in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis, so daß bei Ausfall eines derselben (der durch unbekannte innere Ursachen bedingt ist) andere gewissermaßen (ganz oder teilweise) seine Funktion übernehmen können. Hierdurch kommt eine Art der Variabilität der Täfelung zustande. Inwieweit die ganze Form hierdurch in Mitleidenschaft gezogen wird, entzieht sich vorderhand unserer Kenntnis.

Am Schlusse will ich noch bemerken, daß mir im Prinzip der hier beschriebene Bildungsmodus aus meinen Untersuchungen bereits bekannt war, doch gelang es mir bisher nicht, einen so überzeugenden Fall zu finden.

Besprechungen.

Gottfried Huber und **Fr. Nipkow**: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. Zeitschr. f. Botanik Bd. 14 p. 337—371 1922. Mit 12 Abbildungen im Text.

Die Entwicklungsgeschichte der verbreiteten Planktonperidinee *Ceratium hirundinella* war kaum bekannt, für *Ceratium cornutum* hat bereits seinerzeit FOLGNER zusammenhängende Beobachtungen gemacht. Den glücklichen Umstand, daß sich in dem deutlich geschichteten Kaltwasserfaulschlamm des Zürchersees, der die einzelnen Jahrgänge der Sedimentation förmlich abzulesen gestattet, *Ceratium hirundinella*-Cysten, die alljährlich absanken, in großer Menge erhielten, wußten die beiden Autoren für die Erforschung der Entwicklungsgeschichte der *Ceratium hirundinella* aus Cysten so auszunutzen, daß diese jetzt völlig klar liegt. Die Cysten waren noch aus $6^1/_2$ Jahre alten Schlammschichten (1914) keimfähig.[1]) Sie waren in außerordentlich großer Zahl vorhanden, pro Pinzettenspitze (ca. 4 mm^3) 500—600 Cysten. Im Zürcher See treten drei Formen von *Ceratium hirundinella* auf, die annähernd dem *austriacum* ZEDERBAUER, *piburgense* ZEDERBAUER und *gracile*-Typus (BACHMANN) entsprechen. Diese drei Formen waren auch in den Cysten deutlich verschieden. Die Keimung der Cysten wird durch eine leichte Schwellung eingeleitet, die Hörner der Cysten erweitern sich leicht, der Protoplast beginnt sich zu differenzieren, die Inhaltskörper der normalen Ceratiumzelle werden immer deutlicher, die links gewundene Querfurche wird angelegt, der Cysteninhalt rundet sich ab und hebt sich von der Cystenwand los und nach ca. 2×24 Stunden (18° C) schlüpft der Inhalt der Cyste durch ein ganz bestimmt lokalisiertes Loch — zwischen Apikal- und rechtem Hinterhorn — in Form völlig *Gymnodinium*-artiger nackter Schwärmer aus. Die Keimungszeit hängt in hohem Maße von der Temperatur ab: bei 10—11° dauert sie etwa 6 Tage, bei 4—7° 4—5 Wochen, ebenso wird sie durch

[1]) Bemerkt sei die Beobachtung, daß $16^1/_2$ Jahre alte Cysten von *Peridinium cinctum* noch keimfähig waren.



höhere Temperaturen beschleunigt: bei 20—26° 30—36 Stunden. Nach ca. 2 Stunden verändert der nackte Schwärmer seine Gestalt, er modelliert sich zum definitiven *Ceratium* um: das Apikalende wird konisch, am Antapikalhorn werden die Anlagen der hinteren Hörner in Form ungleicher Vorsprünge deutlich. Damit schreitet die Entwicklung in das „Präceratiumstadium“ mit ausgesprochener Verbreiterung, verdickter dorsoventraler Abplattung, Hörnerausbildung und Bildung des Panzers, der zurzeit um die Querfurche herum deutlich wird, vor. Mit der völligen Ausbildung des Panzers, auch an den Hörnern, ist *Ceratium hirundinella* fertig geworden, das nun teilungsfähig ist und sich wieder in eine Cyste umwandeln kann. Diese Cystenbildung konnte aber unter den angewendeten Versuchsbedingungen nicht erzielt werden. Experimentell ist daher der Zyklus nicht geschlossen, wohl aber deskriptiv. Die ganze Entwicklung dauert vom Ansetzen der Kultur bis zum fertigen *Ceratium hirundinella* 50—60 Stunden. Die Teilung wurde in der Kultur beobachtet, sie fand ebenfalls wie in der Natur in den ersten Morgenstunden statt. Copulation wurde nie beobachtet. Am häufigsten war eine Form, die dem *austriacum* nahestand. Genaue Vergleiche ergaben, daß die in der Kultur erzielten Formen nicht völlig den im See auftretenden entsprachen. Die Verf. weisen mit Recht auf die bei vielen Kulturversuchen und Keimungsbeobachtungen einfach außer acht gelassene Tatsache, der Verschiedenheit des Milieus hin. — Auch die im Sommer im See auftretenden Formen mit stark spreizenden Hinterhörnern kamen in der Kultur vor. Dagegen ist nicht unwichtig die Beobachtung, daß bei den aus Cysten gekommenen Individuen das Antapikalhorn öfters geteilt war, als bei den durch Teilung erhaltenen. Die Autoren halten es für möglich, daß hier Verletzungen des Protoplasten durch Hemmungen beim Austritt der Protoplasten die Ursache geben.

Die Verf. stellten zweierlei Chromatophoren fest: mehr stäbchenförmige, die in der Längsrichtung parallel der Querfurche liegen und mehr im Gymno- wie im Präceratiumstadium auftreten und rundliche, linsenförmige Chromatophoren, die im ausgewachsenen Zustande auftreten. Ebenso wurden häufig Individuen beobachtet, die im *Gymnoceratium*-Stadium zwei Längsgeißeln haben, wie es bei marinen Ceratien bekannt ist, von FOLGNER auch für *Ceratium robustum* beschrieben wird.

Die Autoren nennen die nackte bewegliche Jugendform *Gymnoceratium*, es ist das, was sie auch bei anderen Flagellaten (*Chlamydomonas, Mallomonas, Pteromonas, Trachelomonas, Coccomonas*, kurz beschalten wie behäuteten Monaden) Schwärmer oder Zoosporen nennen: bewegliche mehr oder weniger nackte Jugendformen, die dann allmählich die definitive Flagellatenform annehmen. Ob aus diesem Jugendstadium ein beweglicher oder unbeweglicher Organismus, ist für die Bezeichnung Schwärmer oder Zoospore gleichgültig. Eine Terminologie nach Art „*Gymno-ceratium*“ bei den anderen Flagellaten angewendet, würde nur verwirrend und schleppend wirken, wir müßten sonst von „*Chromulino-mallomonas*, von *Eugleno-trachelomonas* usw. sprechen. In der Bezeichnung Zoospore oder

[1]) Vor einiger Zeit wurde auch in Japan eine zweigeißelige Peridinee beschrieben (Ohno).



Schwärmer liegt eben gemäß der heutigen phyletischen Anschauungen bereits die phylogenetische Perspektive, besser gesagt Retrospektive, im allgemeinen.

Doch hat diese nur auf eine formale Seite der Arbeit bezügliche Bemerkung des Ref. nichts mit dem wertvollen Resultat der Arbeit, die Klärung der Entwicklungsgeschichte von *Ceratium*, zu tun, und es wäre nur zu wünschen, daß auch andere verbreitete Microorganismen ebenso geklärt würden. Ref. denkt an *Mallomonas*, *Synura*, verschiedene Euglenen, Chloromonadinen, Diatomeen u. a. A. PASCHER.

Lindemann, E.: Technische Winke für die Untersuchung von Süßwasserperidineen. Mikrobiol. Monatsh. Bd. 12 Heft 3 (1922/23). — 13 Seiten d. Separatum.

Diese Veröffentlichung enthält mehr, als ihr Titel zunächst erkennen läßt. Eine Menge biologischer Einzelheiten, die nur der erfahrene und langjährige Spezialforscher erwerben kann, sind darin vorhanden. Angaben über Winterformen (*Peridinium quadridens* ST., *P. aciculiferum* und *Gymnodinium tenuissimum*), Frühlings- und Herbstformen *Gymnodinium carinatum* var. *hiemalis* (diese nach der Schneeschmelze). Angaben über die zeitliche Aufeinanderfolge einzelner Perideneen während des Jahres sind in der Arbeit enthalten. Desgleichen auch Beziehungen zwischen Standort und Peridineenflora. Der größere Teil der Abhandlung besteht aber aus einer Reihe guter Winke für das Studium und Bestimmen der Dinoflagellaten im lebenden Zustande, die für die Bestimmung notwendige Morphologie (Plattengefüge des Panzers!), Angaben über das Sammeln, Hinweise auf Stellen häufigen Vorkommens (im Hochsommer: kleine unbeschattete Wiesentümpel, die ganz mit grünen Pflanzen ausgefüllt sind, Torfmoorgewässer), Wasserblüten, zeichnerische Darstellung und Orientierung der Peridineenzelle; Variabilität. Daß der Verf. den Hauptton auf die Lebenduntersuchung legt, berührt den Ref., der immer die Ansicht betont, daß jeder Untersuchung von Microorganismen die genaue Kenntnis des lebenden Organismus vorauszugehen habe, sympathisch. Wäre dies immer befolgt worden, würde sich mancher chronisch gewordene Irrtum nicht ständig weitergeschleppt haben. Verf. behandelt mehr die monadoiden Dinoflagellaten. Auf die cellulär und unbeweglich gewordenen geht er nicht näher ein, und doch verdienten gerade diese in unserer heimischen Flora gar nicht arm entwickelten Dinococcalen (Ref. fand alle von KLEBS beschriebenen Formen und noch manche andere neue dazu [1])) ebenfalls ein genaues Studium. Sie gehören ebenfalls großenteils der Frühjahrs- und Herbstform an und sind im Sommer nur in höheren Lagen reichlicher entwickelt. Es würde sich empfehlen, wenn auch für die Untersuchung anderer Flagellaten, Algen und Pilzreihen solche technische Winke geschrieben würden. Auch hier würde dann mancher zum eisernen Bestand unserer Wissenschaft gewordene Irrtum endgültig ausscheiden.

A. PASCHER.

[1]) Darunter eine braune Dinococcale, die dem farblosen PAVILLARD'schen *Thaurilens* nahe steht aus den Teichen bei Riddagshausen in der Nähe von Braunschweig.

Nienburg, W.: Die Polarisation der *Fucus*-Eier durch das Licht. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Abtlg. Helgoland Bd. 15. Festschr. f. HEINKE Nr. 7.

Bei *Fucus* wird am befruchteten Ei das Rhizoid an der vom Licht abgekehrten Seite angelegt. Während ROSENVING, WINKLER und HURST meinten, daß bei dieser Polarisierung die Lichtrichtung das Bestimmende sei, verweist KNIEP darauf, daß hierbei die Lichtintensität die ausschlaggebende Rolle spiele. Die Versuche KNIEP's haben aber diese Annahme nicht einwandfrei erwiesen. NIENBURG setzt die Oosporen den parallelen Lichtstrahlen einer einzigen Lichtquelle aus: Lichtquelle hinter Lichtschirm, mit nur einem schmalen 1 mm breiten, 3 mm langen freigelassenen Streifen, der durch Silberspiegel vermittels eines schwachen Objektives (statt des ABBE'schen Beleuchtungsapparates eingebaut) in das Beobachtungsfeld des Mikroskops projiziert wird. Da das *Fucus*-Ei wegen seiner zahlreichen lichtbrechenden Körperchen in seinem Innern auch bei einseitiger Beleuchtung diffuse Helligkeit hat, so kann bei ihm von einer Brechung des Lichtes in einer bestimmten Richtung nicht die Rede sein. Werden daher *Fucus*-Eier zur Hälfte beleuchtet und zur anderen beschattet, so wird tatsächlich ein Lichtabfall in ihrem Innern zustande kommen. Bei den Versuchen NIENBURG's zeigte sich, daß die ganz im Dunkeln gelegenen Keimlinge regellos orientiert keimten, die ganz im Hellen liegenden so keimten, daß ihre Rhizoiden nach oben sahen, während die an der Grenze liegenden Keimlinge, die nur zur Hälfte beleuchtet waren, die Rhizoiden an der beschatteten Seite bildeten. Dies Ergebnis wurde immer erhalten. Danach ist nicht zu zweifeln, daß die Polarisation der Eier hier auf die Perzeption der Intensitätsdifferenz, nicht aber auf die der Lichtrichtung zurückgehe. Leider läßt sich bei *Fucus* die Frage nicht klären, ob in der Eizelle Kern oder Plasma zuerst beeinflußt werden und NIENBURG verweist deshalb auf die Equisetumsporen.

Im Gegensatz zu HURST, der angab, daß die Wellenlängen des Lichtes bei dieser Polarisation eine große Rolle spielen (rot, orange, gelb unwirksam, violett, blau, grün wirksam in abnehmender Reihenfolge), prüfte NIENBURG diese Frage an den Eiern von *Fucus serratus*. Hierbei stellte es sich heraus, daß die *Fucus serratus*-Eier für kurz- und langwellige Strahlen gleich empfindlich seien. Bei *Fucus vesiculosus* war das Ergebnis nicht so eindeutig, hier scheinen die Eier für blaue Strahlen etwas empfindlicher zu sein als für rote, doch nicht so sehr, wie es HURST für die Eier von *Fucus serratus* gefunden haben will. Bei *Halidrys siliquosa* zeigten sich die Keimlinge nach NIENBURG durch das Licht überhaupt nicht polarisierbar, erst ziemlich lange Rhizoide wurden negativ phototaktisch. Doch bedarf dieses Ergebnis noch der Nachprüfung mit Hinblick auf *Cystosira barbata*, die nach WINKLER gut reagiert.

A. PASCHER.

Hans Hemleben: Über den Copulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. Botanisches Archiv, herausgeg. von Dr. Carl Mez, Bd. 2 H. 5 u. 6.

Beim Durchsehen der Literatur über die Copulationserscheinungen der Zygnemales ergibt sich, daß bis zum Erscheinen der hier zu be-

sprechenden Publikation zwei Ansichten über die Vorgänge vertreten wurden. Die einen Autoren — auffallenderweise sind es die älteren — stellen es so dar, daß sich erst nach enger Berührung der beiden Fäden die Copulationspapillen bilden, durch deren Längenwachstum dann die beiden Fäden auf einen gewissen Abstand voneinander entfernt werden. Die anderen, meist jüngeren Forscher — unter ihnen KÜTZING, HASSALL, OVERTON, HABERLANDT, KLEBS und eine Reihe anderer — haben die Anschauung gewonnen, daß die Fäden gleich von vornherein in dem gewissen Abstand liegen und daß die Zellen ihre Papillen von hier aus durch die gegenseitige chemotropische Beeinflussung gegeneinander vortreiben.

Nach HEMLEBEN, der sich neuerdings mit dieser Erscheinung beschäftigt hat, trifft bei *Spirogyra crassa* die von ROTH gegebene Darstellung zu. An Watten, die am natürlichen Standort die beginnende Copulation zeigten und die er zwecks Beobachtung mit Petrischalen möglichst erschütterungsfrei herausgehoben hatte, stellte er fest, daß die Fäden zu Beginn der Copulation in engster Berührung scheinbar „verklebt“ sind. Erst danach treten gleichzeitig oder zeitlich etwas verschoben an den einander zugekehrten Seiten der gleichliegenden Zellen Vorwölbungen hervor, die sich gleich vom Anfang her in einem Punkte berühren. Diese Vorwölbungen nehmen im Verlaufe ihres Wachstums Papillenform an und drängen durch ihr Längenwachstum die ursprünglich sich hart berührenden Zellen auf einen gewissen Abstand voneinander. Bei diesem Prozeß werden die Wölbungen der Papillen flach, so daß sie sich nach und nach mit immer größer werdender Fläche berühren. Dann erfolgt die Auflösung der sich berührenden Membranen. Damit ist die Kommunikation zwischen den beiden Zellen hergestellt. Diese neu von HEMLEBEN gegebene Darstellung kann ich, soweit sie hier wiedergegeben wurde, als richtig bestätigen und zwar auf Grund eingehenderer Beobachtungen an *Spirogyra setiformis* im verflossenen Jahr, über die ich aber später in einem anderen Zusammenhang berichten werde.

Im zweiten Teil der Arbeit befaßt sich der Autor mit theoretischen Erörterungen der Sexualitätsverhältnisse bei der Gattung *Spirogyra*, indem er die in der Literatur bekannt gewordenen und selbst beobachteten Fälle von einem einheitlichen Standpunkt zu deuten sucht. Die wesentlichsten Punkte seiner Ausführungen, die sehr nutzbringend sind, weil sie den in Betracht kommenden Fragenkomplex klärend behandeln, sind folgende:

Bei der Gattung *Spirogyra* gibt es — so schließt er aus den verzeichneten Copulationsformen — gemischtgeschlechtliche Spezies und solche, die getrenntgeschlechtlich sind.

Bei den erstgenannten Formen läge also die Sache so, daß der aus der Zygote entstehende Faden noch nicht geschlechtlich differenziert ist. Das erfolge erst später, und zwar bei der vorletzten Kernteilung vor der Copulation. Durch eine nochmalige Teilung der bereits differenzierten Zellen käme es dazu, daß immer zwei männliche und zwei weibliche miteinander im Faden abwechseln.

Bei den anderen Formen dagegen ist der nach der Reduktionsteilung übrigbleibende Kern der auskeimenden Zygote schon sexuell festgelegt

und damit auch sämtliche Zellen, die aus der Zygote entstehen, somit der ganze Faden.

Ein Faden einer getrenntgeschlechtlichen Spezies muß also in seinem ganzen Verlauf geschlechtsphysiologisch gleichartig funktionieren, ob er nun mit einem oder vielen anderen Fäden in Copulation tritt. Es kann also nur leiterförmige Copulation und nur eine Wanderrichtung der Protoplasten geben. Bei einer gemischtgeschlechtlichen Spezies kann die Copulation im Faden vor sich gehen; es kann aber auch leiterförmige Copulation eintreten, wenn durch die Lagerung zwei verschiedener Fäden in diesen beide Geschlechter gerade einander gegenüberliegen. Möglich wäre weiters der leiterförmige Copulationsmodus auch an ein und demselben Faden, wenn dieser geknickt ist. Schließlich könnten durch Ausfall der letzten Kernteilung vor der Copulation oder durch Einschaltung von mehr als einer Kernteilung alle bekannten Fälle erklärt werden.

So klar und verlockend diese Erörterungen auch sein mögen, man wird sie doch nicht für alle *Spirogyra* als gültiges Schema hinstellen dürfen. Soweit nämlich meine nicht wenigen Beobachtungen an *Spirogyra weberi* zeigten, ist bei ihr der leiterförmige Copulationsmodus vorhanden. Nie fand ich bisher seitliche Copulation. Wenn meine Beobachtungen ausreichend waren, so ist diese Spezies getrenntgeschlechtlich. Dann müßte nach HEMLEBEN's Vorstellung ein Faden in seinem ganzen Verlauf geschlechtsphysiologisch gleichartig funktionieren. Das ist nun nicht der Fall, wie ich in einigen Photographien und Zeichnungen festhalten konnte. Sollten aber laterale Copulationsstadien hier doch vorkommen, so wäre immerhin auffallend, daß sie so selten auftreten. Auch Herr Prof. M. HARTMANN teilte mir einige Fälle mit, die in der oben gegebenen Weise nicht erklärt werden können. Solche Beobachtungen sprechen offenbar für Intersexualität.

Alle diese Beobachtungen sind bisher an „glückliche Zufälle“ gebunden. Klärung und Beweis werden nur experimentelle Untersuchungen bringen können: Die Kultur in genau definiertem Milieu und die Möglichkeit der experimentellen Auslösung des Geschlechtsaktes.

V. CZURDA, Prag.

G. Tischler: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanatomie Bd. 2, 899 S., 406 Textfig. Gebr. Bornträger, Berlin 1921.

Ist auch die Behauptung, daß heutzutage in der Biologie auf eine Originaluntersuchung mindestens ein „Buch“ kommt, übertrieben, so ist doch etwas Wahres daran und es wäre kurzsichtig, diese erhöhte Bücherproduktion nur auf kaufmännische Motive zurückzuführen, vielmehr scheint die Biologie unserer Tage tatsächlich in ein Stadium getreten zu sein, in der die Sichtung und Zusammenfassung des bisher Geförderten den rastlosen Fortschritt der letzten 4 Jahrzehnte abgelöst hat. Eine Sammlung vor neuem Aufstieg? Wir wollen es hoffen. So mancher wirdvielleicht unter diesem Eindruck stehen, wenn er die „Pflanzenkaryologie“, in der unser Gesamtwissen von den Lebensäußerungen des pflanzlichen Zellkerns erschöpfend dargestellt ist, zur Hand nimmt. Und vielleicht werden in diesem Buche eher als in einem anderen die

tiefen Gründe dieser Atempause der Biologie erkennbar: der Verf. hat in dankenswerter Weise jedem Kapitel eine kleine historische Skizze vorangestellt, die den bisherigen Gang der Forschung zeigt, und wir lesen weiter, „wie wir's dann zuletzt so herrlich weit gebracht" haben. Wenn wir aber dann nach den Wegen suchen, die weiter führen sollen, so finden wir zwar überall Ansätze, aber sie verlieren sich bald im Nebel. Die Wegweiser zeigen auf Gebiete, die an sich vielleicht noch nicht genügend bekannt sind, um für die Biologie wegsam zu sein, deren eingehende Kenntnis aber, soweit sie bis jetzt auch schon erforscht sind, vielen Biologen abgeht: Kolloidphysik, Enzymchemie usw.

Eine Motivierung der Besprechung dieses Werkes in unserer Zeitschrift ist beinahe überflüssig. Wer allerdings „Protistenkunde pour Protistenkunde" betreibt, der kann sich die Lektüre der „Karyologie" füglich schenken; wer aber in den Protisten außerdem noch Zellen erblickt, die wie keine anderen Standardobjekte der vergleichenden und experimentellen Forschung repräsentieren, der wird aus diesem Buch eine willkommene Erweiterung seiner Kenntnisse und viel Anregung schöpfen können. Die folgende Inhaltsangabe soll versuchen, dem Reichtum des Werkes gerecht zu werden, wobei allerdings dem Charakter des „Archivs" durch breitere Behandlung der „Protistenkapitel" Rechnung getragen werden soll.

Die ersten drei Kapitel behandeln äußere Gestalt, Größenverhältnisse, chemische Konstitution und Struktur des Ruhekerns. Kapitel 4 erörtert die Beziehungen zwischen Ruhekern und Cytoplasma, in seinem Schlußabschnitt insbesondere die Zusammenhänge zwischen Kern und Plastiden, Blepharoplasten und Centrosomen; Fragen, die im Protistenreich vielleicht besonders aktuell sind; allerdings hätten gerade in diesem Kapitel die Verhältnisse bei tierischen Protisten eine breitere Behandlung verdient.

Das 5. Kapitel „Die typische Kernteilung" schildert nach einer kurzen Darstellung der allgemeinen Physiologie der Kernteilung zunächst die vegetative Mitose der Flagellaten, niederen Algen (mit Ausnahme der Diatomeen und Peridineen), Myxomyceten und Hefepilze. In diesem Abschnitt vermissen wir vor allem die sonst so angenehme und übersichtlich wirkende Kritik, was der Verf. zwar mit seinem mangelnden Vertrautsein mit dem Stoffe motiviert, wodurch die Darstellung aber einen völlig verwaschenen Charakter bekommt. Gewiß liegt es zum Teil auch an dem noch immer zu spärlich vorliegenden Beobachtungsmaterial, doch hätte sich vieles durch eine breitere Behandlung des Stoffes (ausgedehnteres Einbeziehen der Verhältnisse bei den „tierischen" Protisten) straffer fassen lassen. Vielleicht wäre dann auch die wiederholte Erörterung des Begriffs „Promitose" überflüssig geworden, aus der aber auch so zur Genüge ersichtlich ist, wie sehr sich dieser Terminus überlebt hat, der ursprünglich eine im ganzen „primitive" Mitose bedeutet hat und in der TISCHLER'schen Darstellung nur mehr an die Persistenz des Caryosoms während der Mitose als Hauptkriterium gebunden ist. Daß ferner GUILLIERMOND's Schilderung der Saccharomycetenmitose „modernen Ansprüchen genügend" ist, erscheint nicht sehr glaubhaft, wenn man die Figuren auf S. 273 u. 274 betrachtet. Auch die folgenden Abschnitte über die Mitose bei höheren Algen und Pilzen, Peridineen und Diatomeen zeigen, wieviel für die deskriptive Forschung hier noch zu tun bleibt. Das Hauptstück

dieses Kapitels beschreibt die Mitose der Cormophyten auf das ausführlichste. Wenig erquicklich ist hingegen die Lektüre des nächsten Abschnittes „Mechanik der Mitose". Bei aller Gewissenhaftigkeit in der Darstellung der einzelnen Theorien vermißt man einerseits gründliche Kritik, die scharf das Wenige, was wir wirklich über dieses Thema wissen, herausarbeitet; andererseits muß aber die Art Bedenken erregen, in der kolloidphysikalische Gesichtspunkte überall eingeflochten werden, die durch die vage Ausdrucksweise, in der sie vorgebracht werden, nur zu deutlich den schwachen Boden verraten, auf dem sie stehen; zumal, wenn man bedenkt, wie verführerisch dieser Optimismus wirkt und man jeglichen Hinweis auf die enorme Schwierigkeit wirklich exakter Feststellungen in dieser Richtung vergeblich sucht.

Das nächste Kapitel „Die allotypen Kernteilungen" beginnt mit einer Darstellung der allgemeinen physiologischen Konstellationen, die die Reduktionsteilungen einleiten, in der viele vorläufig zusammenhanglose Tatsachen zur Weiterarbeit mehr als vielleicht wo anders einladen. Was wir im folgenden Abschnitt über die Reduktionsteilungen der Thallophyten erfahren, zeigt noch mehr als der entsprechende Abschnitt über die vegetative Mitose, wieviel Lücken hier noch auszufüllen sind; ob wir allerdings hier viele Überraschungen erleben werden? Die Lektüre des Hauptabschnittes, der die Reduktionsphänomene bei höheren Pflanzen schildert, wird sich für viele zu einer schweren und nicht sehr ersprießlichen Arbeit gestalten; es ist gerade in Anbetracht des Umstandes, daß in der modernen Literatur keine gründliche und dabei straffe Darstellung dieser Erscheinungen existiert, zu bedauern, daß sich der Verf. bei der Abfassung dieses Kapitels nicht mehr von didaktischen Gesichtspunkten hat leiten lassen. Der Verlauf der Reduktionsteilung wird nicht in continuo geschildert, sondern in die Darstellung der deskriptiven Tatsachen sind Literaturzitate, Autorennamen und theoretische Exkurse fast untrennbar verwoben.

Das 7. Kapitel behandelt die Beeinflussung des normalen Verlaufs der Mitose durch verschiedene Außenfaktoren und Bastardierung und bietet gerade für den Protozoenforscher in seiner klaren Disposition eine Fülle von Anregungen. Kapitel 8 schildert die normale und anormale Kernverschmelzung. Das Kapital 9 „Die Chromosomen und ihre Bedeutung für die Stammes- und Erblichkeitsforschung" ist offenbar als Schlußstein des Buches gedacht; die Beteiligung der Cytologie an dem „Siegeszug der modernen Erblichkeitsforschung" sollte in imponierender Weise zur Darstellung kommen. Nur so läßt es sich verstehen, daß dieses Kapitel nicht nur alles das enthält, was die Forschung der letzten Jahre über die Beziehungen zwischen Chromosomen und Vererbung an Tatsachen festgestellt hat, sondern auch eine Menge rein spekulativen Materials, welches mit dem Thema oft nur in allerlosestem Zusammenhang steht. Immerhin ist dieses Kapitel als eine Zusammenstellung aller hierher gehörigen Tatsachen, die in ihrem Umfange weit über etwa die von Morgan gegebene hinausgeht, von sehr großem Wert. Das nächste Kapitel behandelt die Degenerations- und Resorptionserscheinungen des Zellkerns, und das Schlußkapitel ist der unerquicklichen Frage nach dem Vorhandensein eines Zellkerns bei Bakterien und Cyanophyceen gewidmet, die noch

immer offen gelassen werden muß. Ein gigantisches Literaturverzeichnis und einige Register machen den Schluß.

Die Art der Darstellung wurde schon oben gelegentlich gestreift, wenn auch nicht immer lobend. Es ist daher nachzutragen, daß vieles, was im einzelnen als überflüssige oder verwirrende Erweiterung der Schilderung erscheint, seinen Ursprung in zweierlei Tendenzen hat, die die Darstellung durchaus beherrschen. Erstens das Bestreben, die Einheit und Zusammengehörigkeit der biologischen Phänomene zu wahren, die Form also stets im Zusammenhang mit der Funktion zu behandeln; in einem Handbuch der Pflanzen**anatomie** ein nicht ganz leichtes und nicht genug zu schätzendes Unternehmen. Zweitens das Bestreben, bei aller nötigen Kritik doch in allen nur im mindesten strittigen Fragen strengste Objektivität zu wahren. Es ist möglich, daß diese beiden Prinzipien in ihren Konsequenzen die Brauchbarkeit des Buches für den cytologisch nicht eingearbeiteten Leser stark herabmindern, sie machen es aber um so wertvoller für jeden mit dem Gebiet schon etwas Vertrauten, der sich über den neuesten Stand der pflanzlichen Zellforschung aus zuverlässiger Quelle informieren will. KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

Wir glauben, uns die Verlagsbuchhandlung dadurch zu besonderem Danke verpflichtet zu haben, daß wir das Referat schon jetzt erscheinen lassen, obwohl uns die Verlagsbuchhandlung indirekt ersuchte, mit der Veröffentlichung noch zu warten. Die Bitte des Referenten um Zusendung der 3. und 4. Lieferung wurde nämlich mit der Begründung abgelehnt, daß dies erst nach Erscheinen „einer kürzeren Anzeige der Ihnen gesandten Lieferung 1 und 2“ und Zusendung eines Belegs davon erfolgen könnte. Eine weitere Motivierung soll offenbar in dem Schlußsatz der betreffenden Zuschrift des Verlags: „Auch andere Zeitschriften nehmen solche Voranzeigen auf und verweisen gleichzeitig auf die spätere ausführliche Besprechung“ gegeben werden. Die Redaktion.

Fiebiger, J.: Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere sowie des Menschen. Ein Lehr- und Handbuch mit Bestimmungstabellen für Tierärzte, Ärzte und Studierende. 2. vermehrte und verbesserte Auflage. 1923. Verlag Wilhelm Braumüller, Wien und Leipzig.

Die zweite Auflage des FIEBIGER'schen Parasitenlehrbuches hat sich in Ausstattung gut gehalten, im Umfange nicht wesentlich vermehrt, aber umso größere Vermehrungen im Inneren empfangen, weshalb von engerem Satze und von Kleindruck in ausgedehntem Maße Gebrauch gemacht wurde. Wenn der Protozoenteil auch nur einen kleinen Teil des Buches füllt, so zieht der Protozoologe, der sich mit parasitischen Formen befaßt, indirekten Nutzen aus dem Buche, wenn es ihm zur Bestimmung von Überträgern verhilft. Aber auch neue, in der Literatur noch nicht niedergelegte Befunde von parasitischen Protozoen finden sich in dem Werke: So werden Coccidien beim Reh nach BÖHM und bei der Gemse nach RUDOVSKY erwähnt und über die Verbreitung einiger Protozoenkrankheiten in Österreich Angaben gemacht. Im übrigen entspricht die Bearbeitung der Protozoen dem im Rahmen des Gesamtwerkes zulässigem Umfange. Sie ist in manchen Gruppen den neueren Arbeiten entsprechend durchgeführt, hat aber in manchen

Punkten insofern Lücken, als wichtige Parasiten selbst des Menschen ausgelassen sind (mehrere Amöben, mehrere Flagellaten und alle Coccidien). Da es sich bei den meisten dieser Befunde um solche handelt, die in der Kriegs- und Nachkriegsliteratur niedergelegt sind, so erklärt sich ihr Fehlen unschwer in den Schwierigkeiten der Auslandsliteraturbeschaffung in Wien.

NÖLLER, Berlin.

Danilov, A. N.: La phycocyanine et la phycoérythrine d' après les dennées de l'analyse spectrale. Bull. du jard. bot. de Pierre le Grand., Petrograd 1916 t. XVI p. 357. (Russ. m. franz. Res.)

—: Hydrochrome der Cyanophyceen und Florideen. Ebenda 1921 t. XXI — 2. (Russ. m. deutsch. Res.)

Die Arbeiten von MOLISCH, KYLIN, GAIDUKOV und NADSON haben den Verf. zur neuerlichen Untersuchung der wasserlöslichen Farbstoffe einiger Blau- und Rotalgen, insbesonders bei *Symploca murorum*, angeregt.

In seiner ersten während des Krieges veröffentlichten Mitteilung gibt er für diese Alge nicht weniger als 4—5 Farbstoffmodifikationen an, deren Bildung vom Alter der Kultur und von der Behandlung der Farbstofflösung abhängt. Sie unterscheiden sich von einander durch die Farbe (violett, grünlichblau, blau, rot „du cormier mûr“) und ihr Absorptionsspektrum. Schwache Salzlösungen wie 0,01 proz. $MgSO_4$ und verdünnte Säuren wie 0,0004 proz. H_2SO_4 beeinflussen die Lebendfärbung der Alge und damit auch die spektrale Absorption der aus ihr erhaltenen wässrigen Extrakte. Durch Alkalibehandlung oder durch Erwärmung auf 70° C soll das Blaualgenphykocyan stets ein gleiches Absorptionsspektrum erhalten, das durch drei Bänder von bestimmter Lage gekennzeichnet ist, während das Phykoerythrin der Rotalgen unter denselben Bedingungen eine charakteristische Verschiebung des dritten zwischen E und F gelegenen Bandes gegen das rote Ende des Spektrums erleiden soll. Zufolge dieser Unterschiede lehnt der Verf. die Identität der roten „Phykocyanmodifikation“ der Blaualgen mit dem Phykoerythrin der Rotalgen ab.

In seiner zweiten Arbeit gelangt nun Verf. zu ähnlichen Ergebnissen wie KYLIN und Ref., insofern er die aus Rot- und Blaualgen erhaltenen Auszüge als Mischungen verschiedener Farbstoffe erklärt. Hinsichtlich der Florideen stimmen seine darauf sich beziehenden Angaben mit den Ergebnissen KYLINS überein, in Schizophyceen aber will der Verf. drei „Grundhydrochrome“ festgestellt, oder vielleicht richtiger aus der wechselnden Intensität der Absorptionsbänder bei der spektroskopischen Untersuchung erschlossen haben:

1. Grünblaues Phykocyan mit einem Absorptionsstreifen 640—620 $\mu\mu$
2. Violettblaues Hydrochrom „ „ 620—600 $\mu\mu$
3. Rotes Hydrochrom „ „ 580—500 $\mu\mu$

Durch Mischung von 2. und 3. soll die von MOLISCH beschriebene violette Phykocyanmodifikation entstehen. Als viertes Spaltalgenpigment glaubt Verf. das vom Ref. festgestellte Schizophyceenphykoerythrin annehmen zu sollen. Für die Verschiedenheit der Schizo- und Rhodophyceenpigmente führt Verf. neben den Unterschieden in den Absorptionsspektren und anderen Eigenschaften die leichte Kristallisierbarkeit der Rotalgenfarbstoffe ins

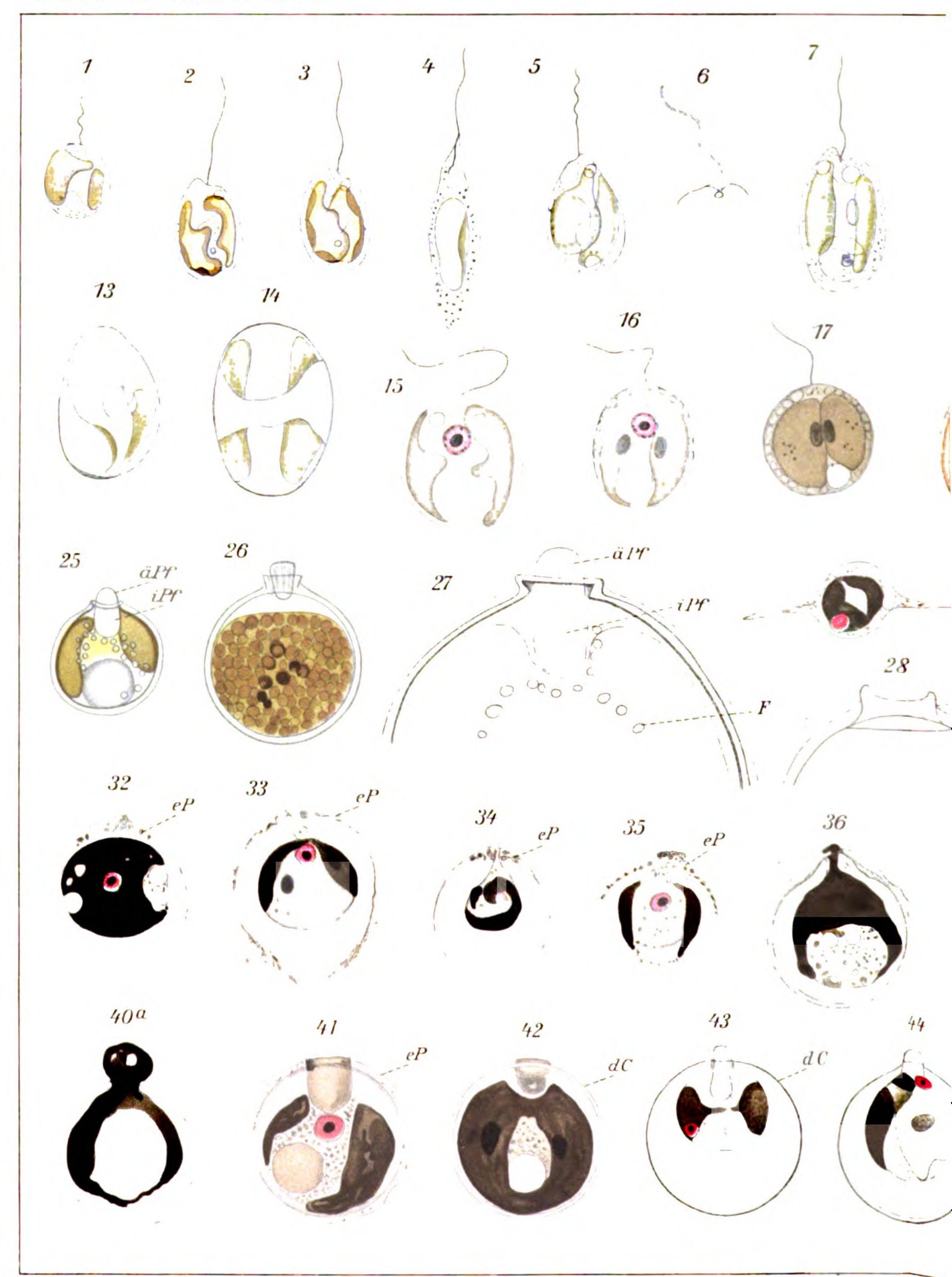
Treffen, woraus Ref. schließt, daß auch dem Verf. die Kristallisation der Spaltalgenfarbstoffe nicht geglückt ist.

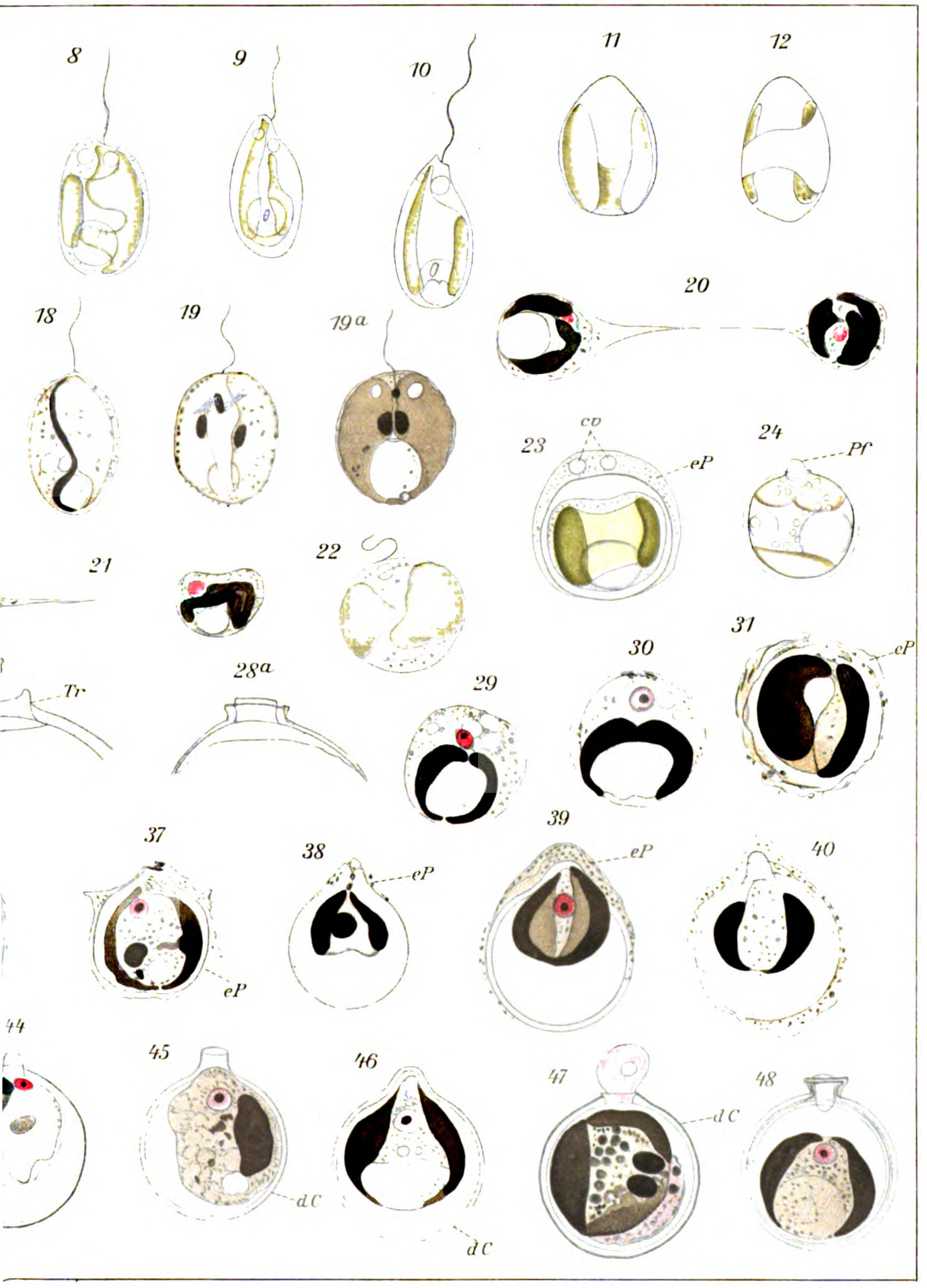
Ref. möchte in Hinblick auf die hier kurz skizzierten Ergebnisse den in seiner Arbeit (Bioch. Zeitschr. 1921, 119, 167) eingenommenen Standpunkt nochmals betonen, daß die Auffindung anderer Farbstoffe in Schizophyceen außer dem von ihm festgestellten blaugrünen Phykocyan und Schizophyceenphykoerythrin sicherlich möglich ist, daß aber zu ihrem einwandfreien Nachweise die Isolierung (Kapillarisation!) und die spektrophotometrische Ermittlung ihrer Absorptionsverhältnisse an Stelle der bloßen spektroskopischen Untersuchung verlangt werden muß. Inwieweit die Folgerungen des Verf. berechtigt sind, vermag der Ref. aus den kurzen Zusammenfassungen nicht zu ersehen, immerhin fiel es ihm aber auf, daß die Angaben einzelner im russischen Text enthaltener Tabellen recht gut mit der Annahme von nur zwei Farbstoffen, den vom Ref. gefundenen, vereinbar sind. Chemisch inkorrekt und durch unsere heutigen Kenntnisse überholt erscheint der Vorschlag des Verf., alle Pigmente der Schizophyceen in die Phykocyan-, alle Farbstoffe der Rhodophyceen in die Phykoerythringruppe zu stellen, was auch zu begrifflichen Widersprüchen wie „blaues Purpurrot“ führen würde. K. Boresch.

Berichtigung.

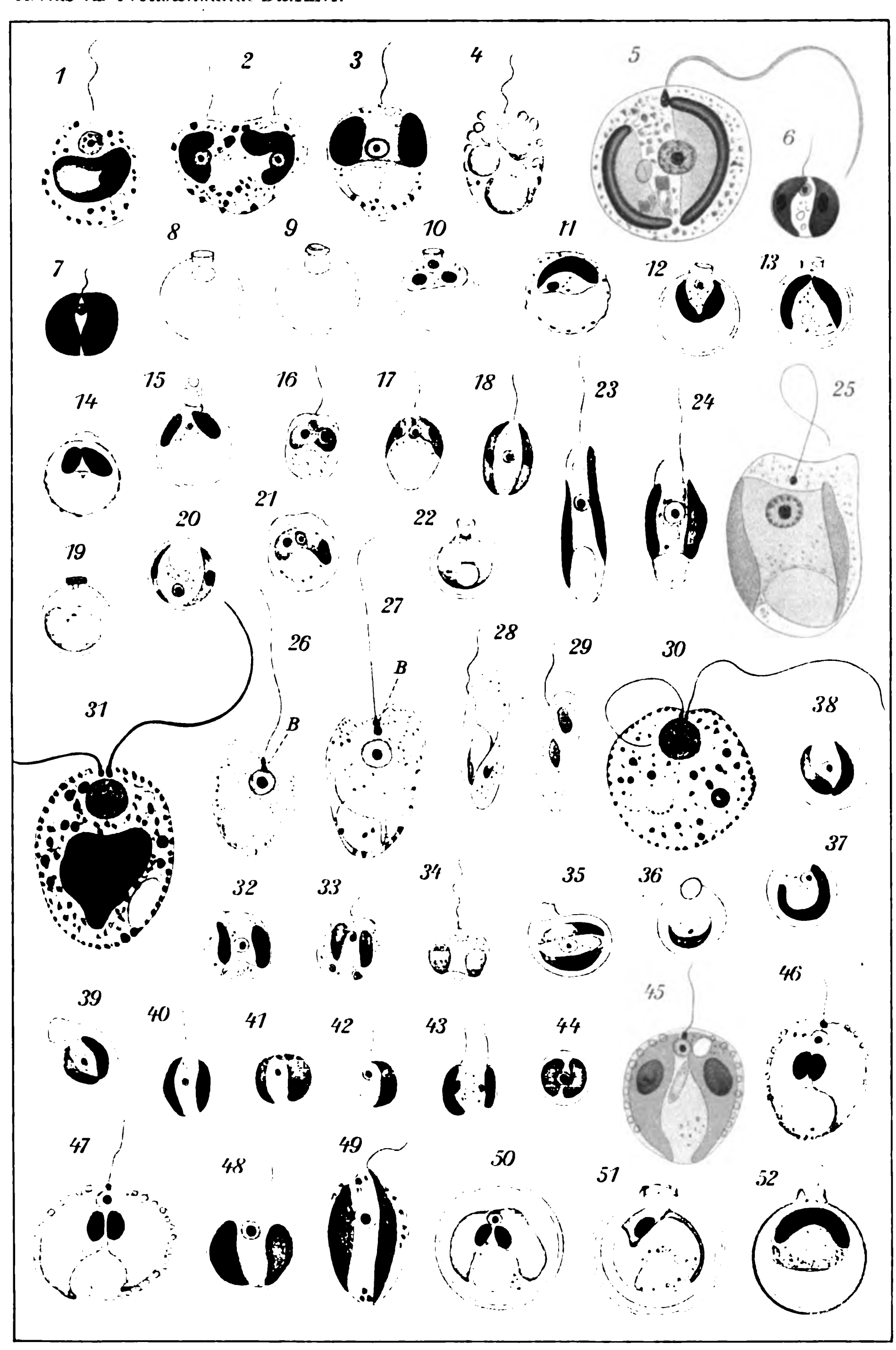
In meinem Referat (Arch. f. Protistenk. Bd. 46 Heft 1) über F. Alverdes „Studien an Infusorien usw.“ sind versehentlich die Ausdrücke „leider nie wieder“ und „nervöses Zentralorgan“ (S. 146 Zeile 2 und 9/10) in Anführungszeichen gesetzt worden. Durch eine Zuschrift von Herrn Dr. Alverdes aufmerksam gemacht, stelle ich hiermit richtig, daß es sich hierbei nicht um wörtliche Zitate handelt. Sachlich wird hierdurch nichts geändert, wovon sich jeder durch die Lektüre der „Studien an Infusorien“ besonders auf den p. 23, 59, 60, 64 u. 99 leicht überzeugen kann. Karl Bělař.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.


1
2
3
4
5
6
7
13
14
15
16
17
25
äPf
iPf
26
27
äPf
iPf
F
28
32
eP
33
eP
34
eP
35
eP
36
40a
41
eP
42
dC
43
dC
44



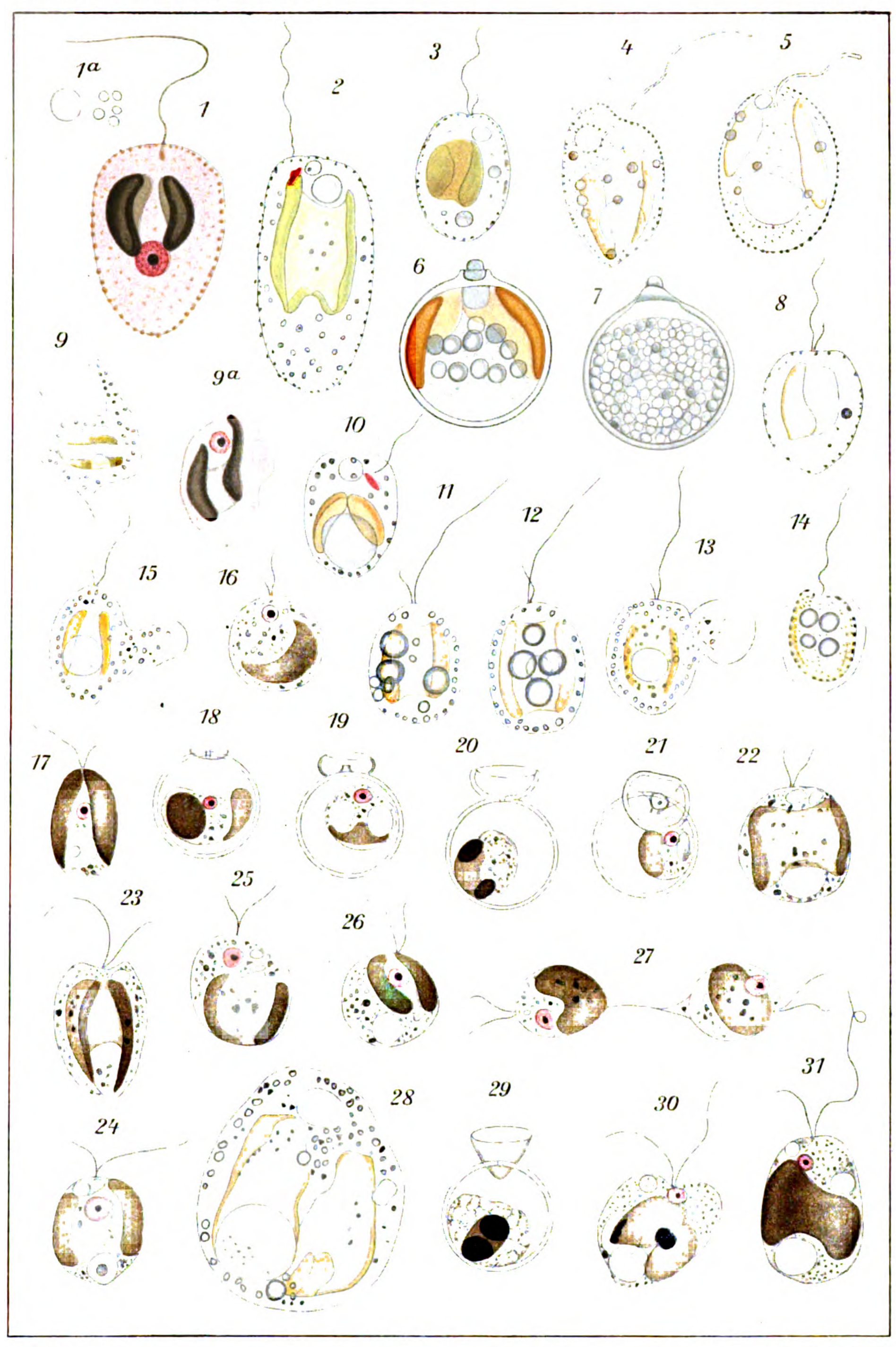
...tav Fischer in Jena.
P. Weise, Lith., Jena



Doflein.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena

P. Weise, Lith., Jena



Doflein.

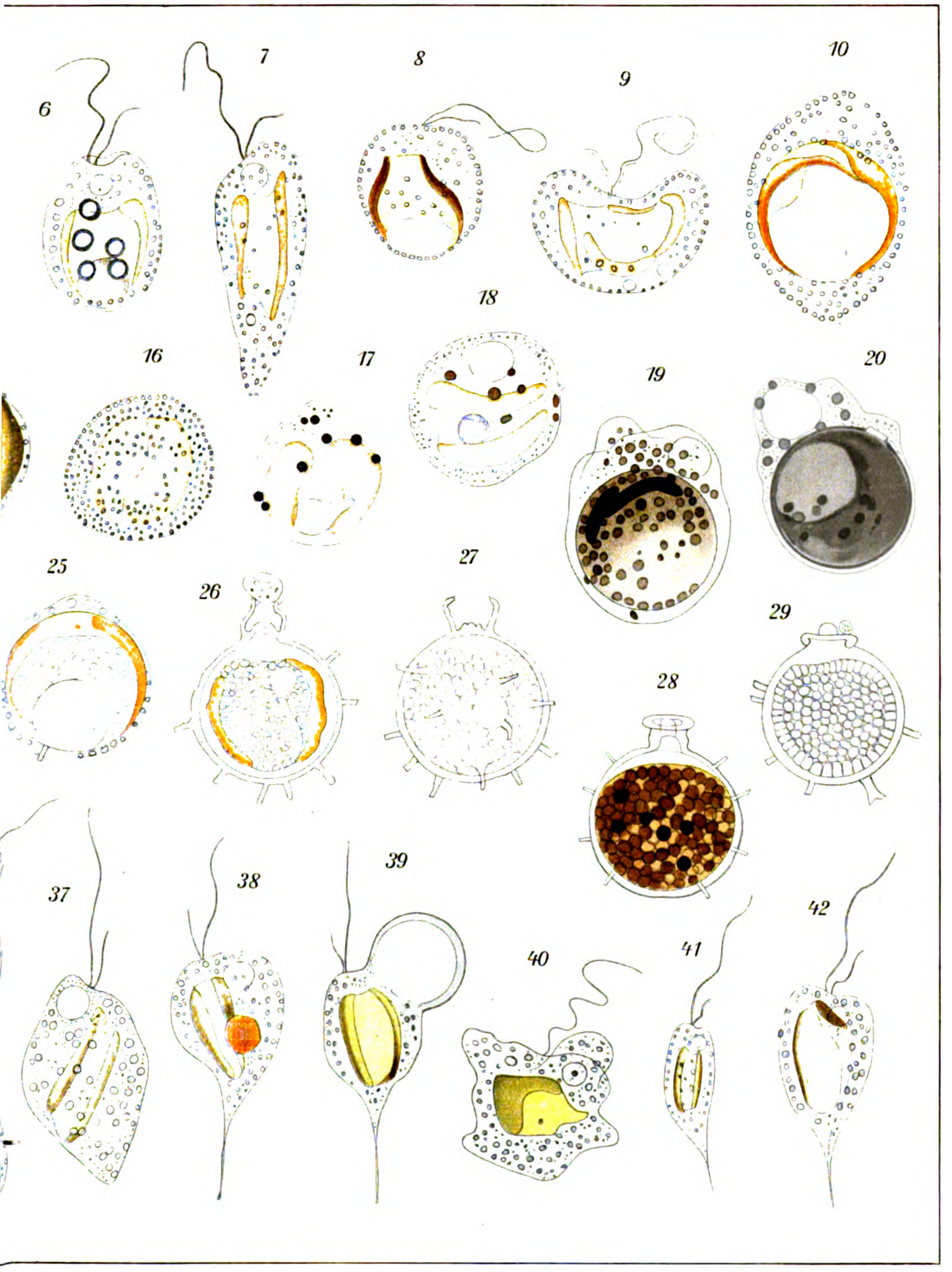
Verlag von Gustav Fischer in Jena

P. Weise, Lith., Jena



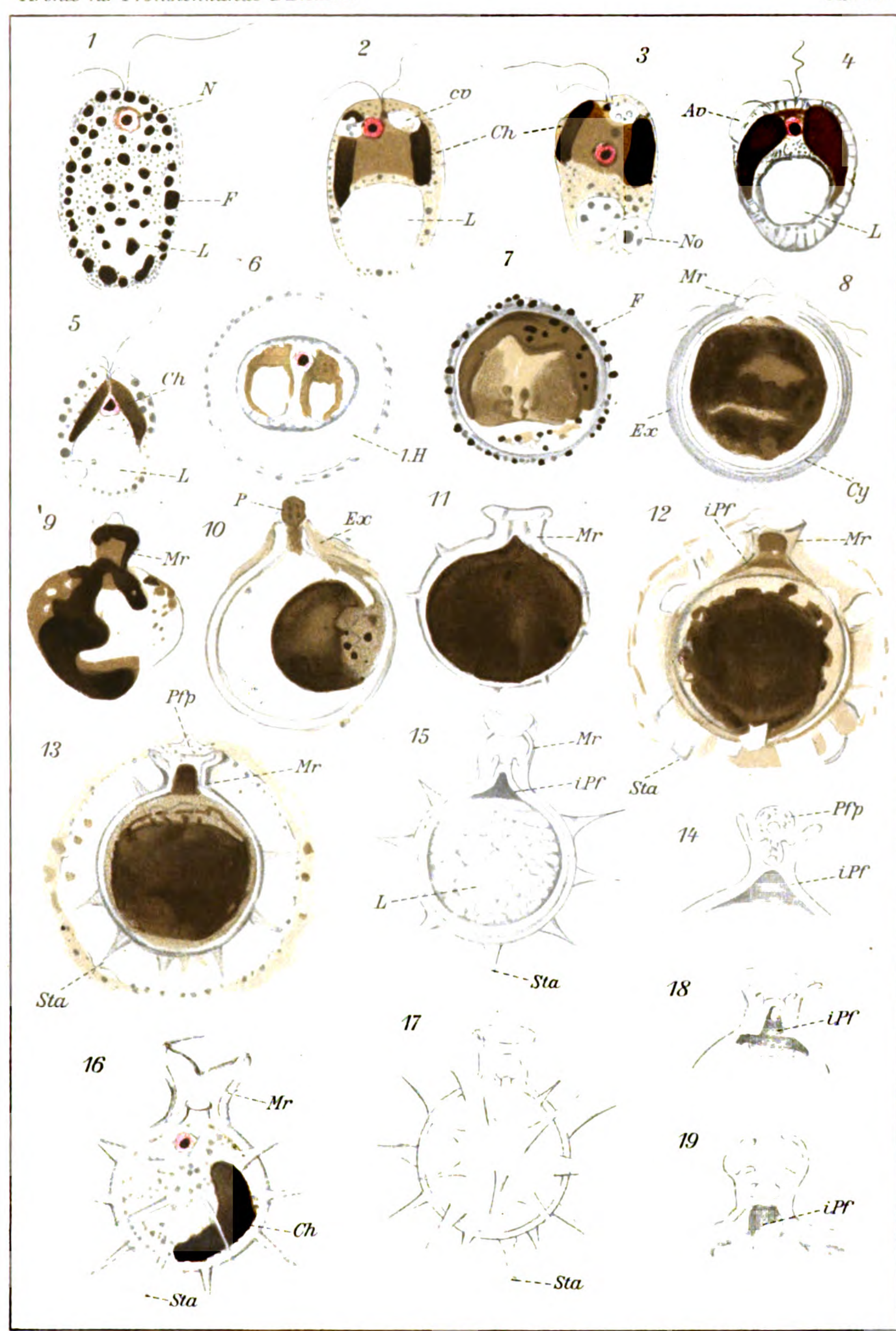
Doflein.

Verlag von Gustav



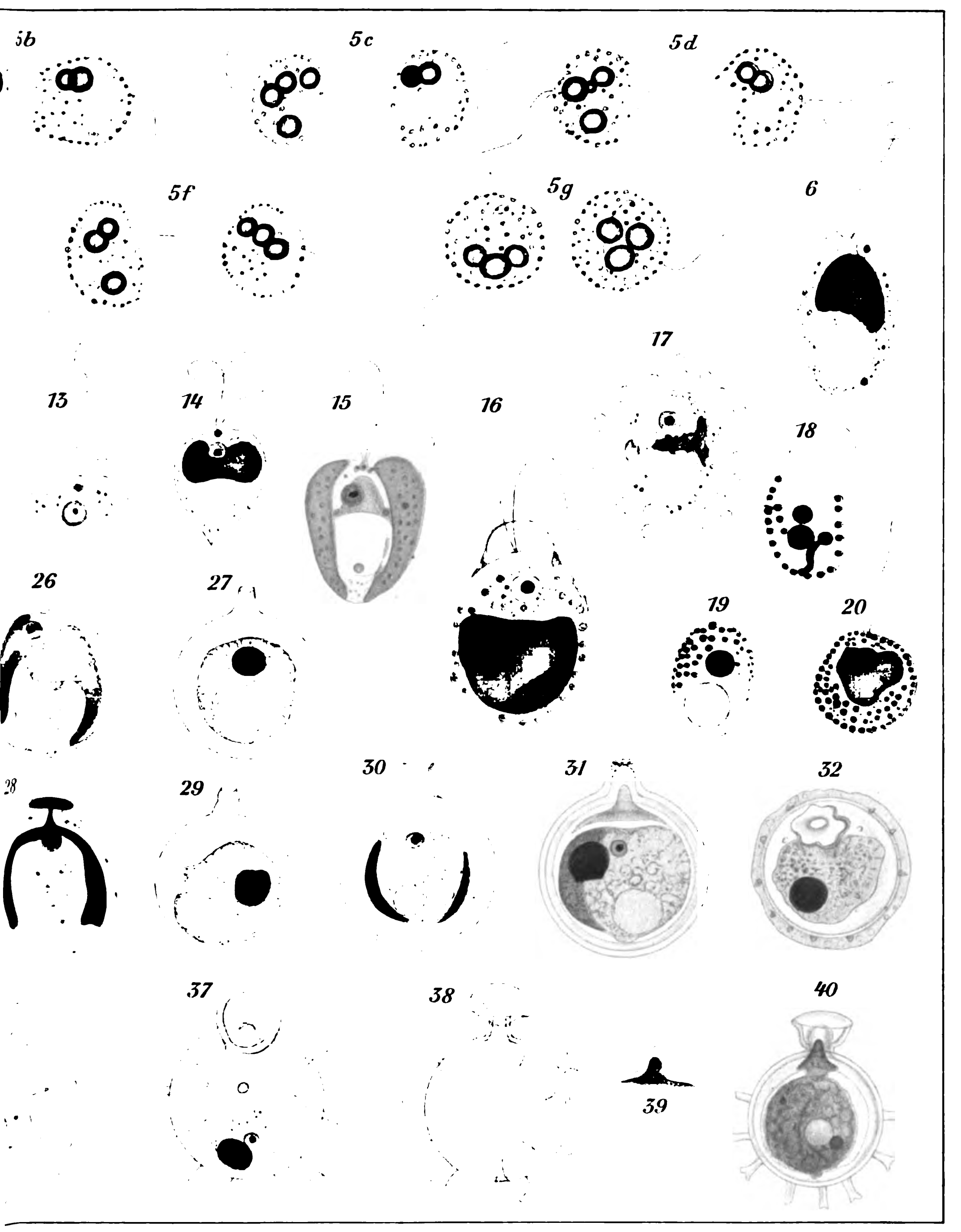
…lav Fischer in Jena.

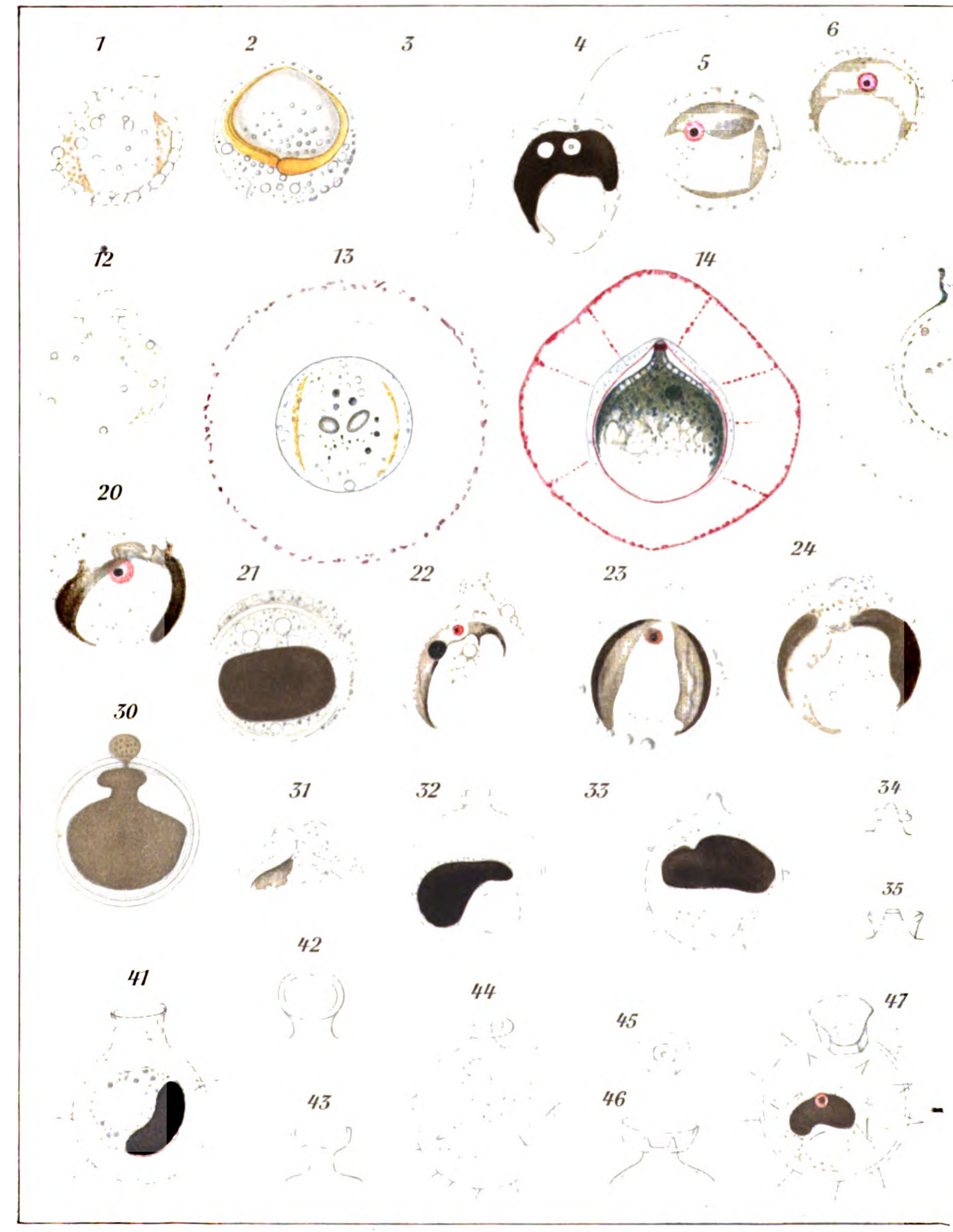
P. Weise, Lith., Jena



Doflein. Verlag von **Gustav Fischer** in Jena. P. Weise, Lith., Jena


1
2
4
5a
5b
5e
3
a
b
c
d
11
12
13
7
8
9
10
26
23
24
25
21
22
28
33
c
34
35
36
a
b


5b
5c
5d
5f
5g
6
13
14
15
16
17
18
19
20
26
27
28
29
30
31
32
37
38
39
40

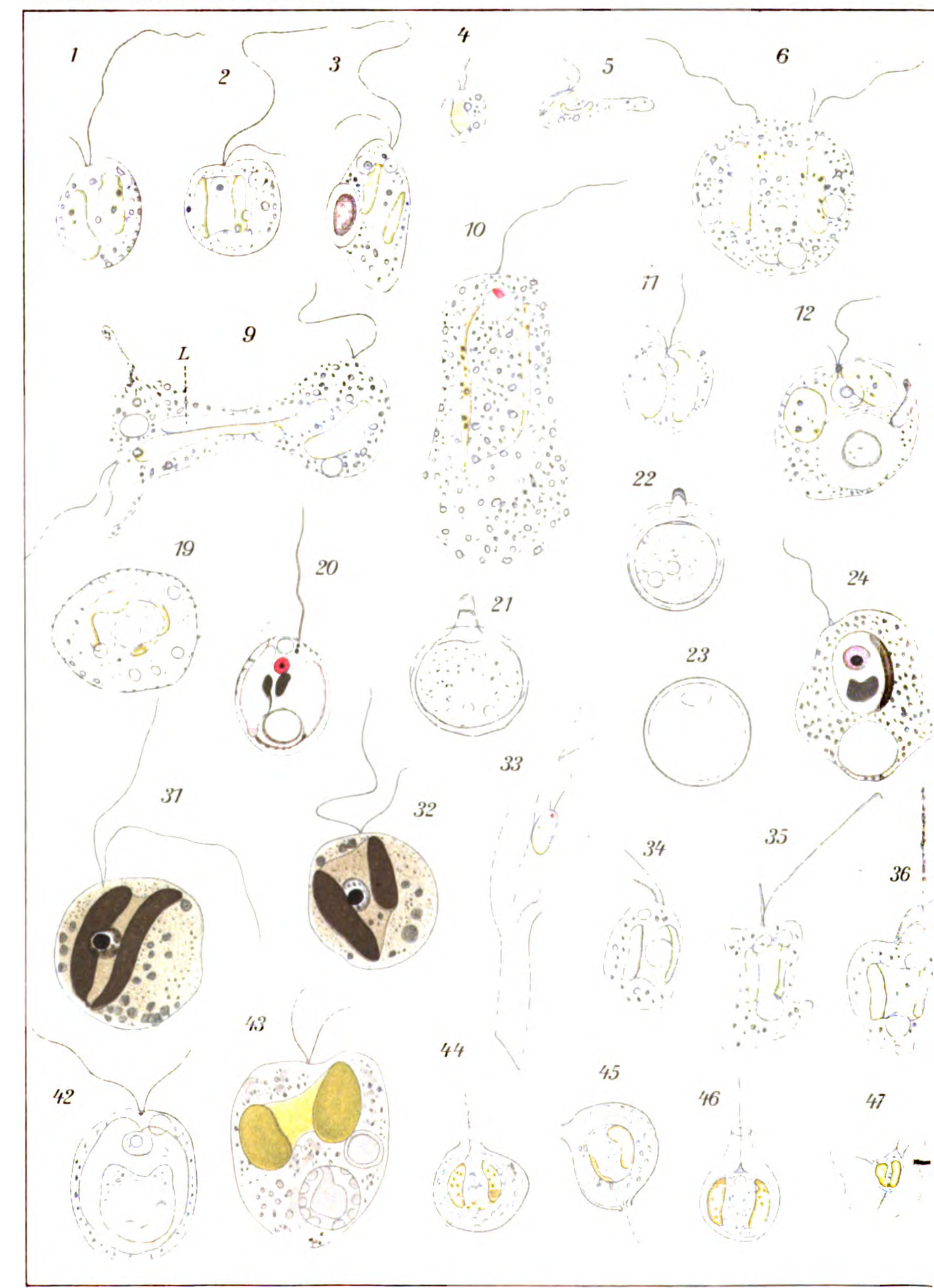


Doflein.

Verlag von Gustav Fi

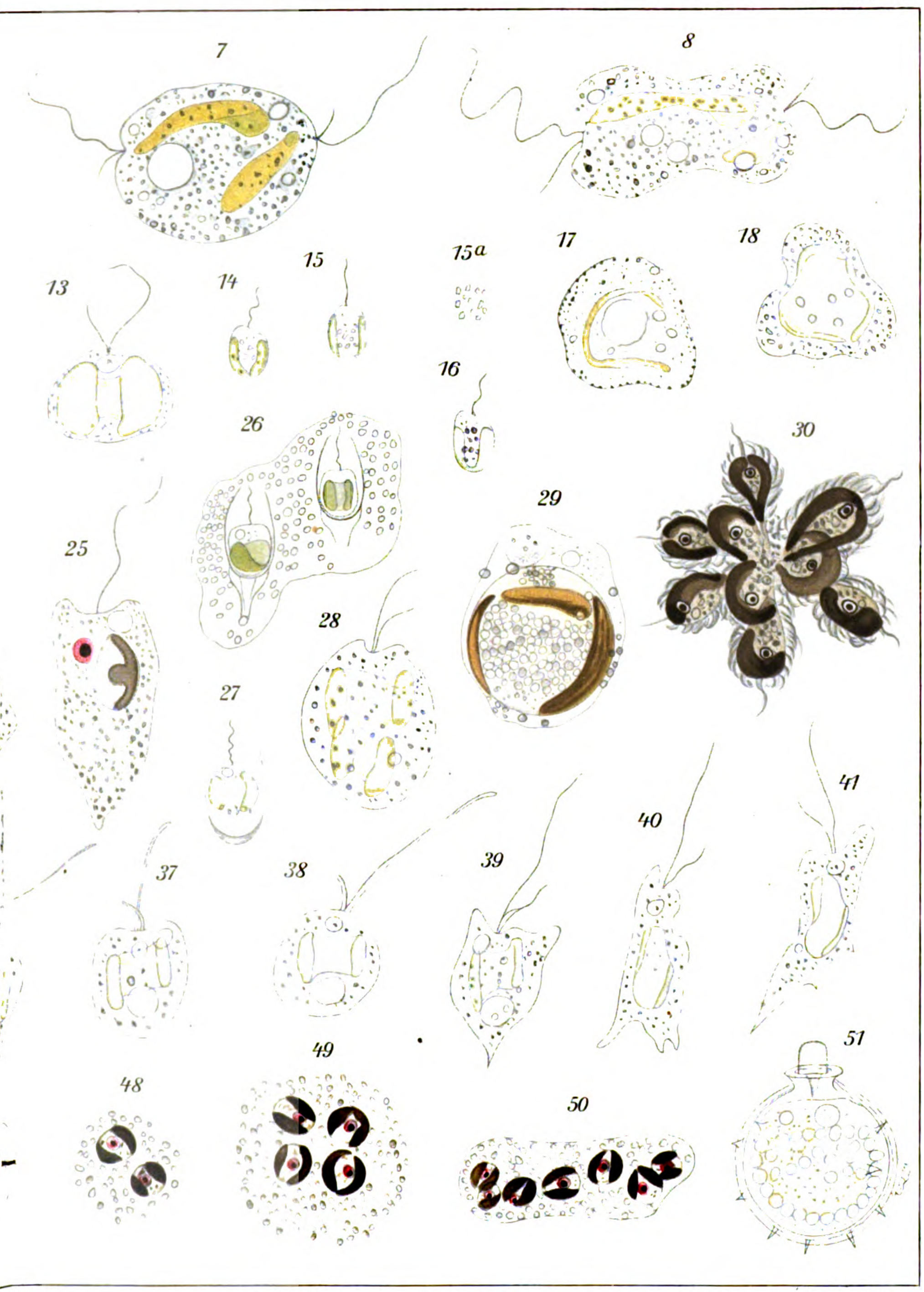


Fischer in Jena
P. Weise, Lith., Jena

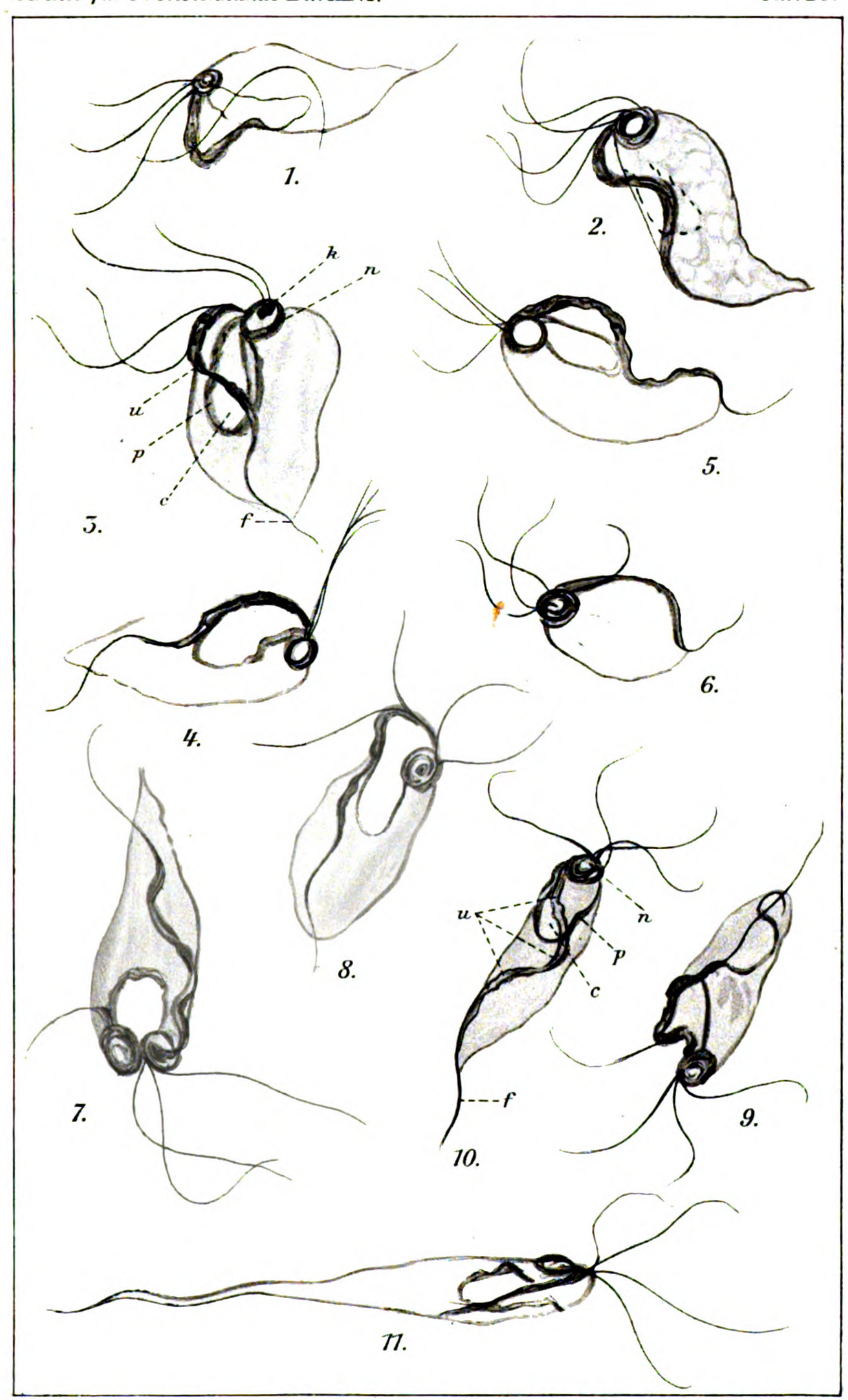


Doflein.

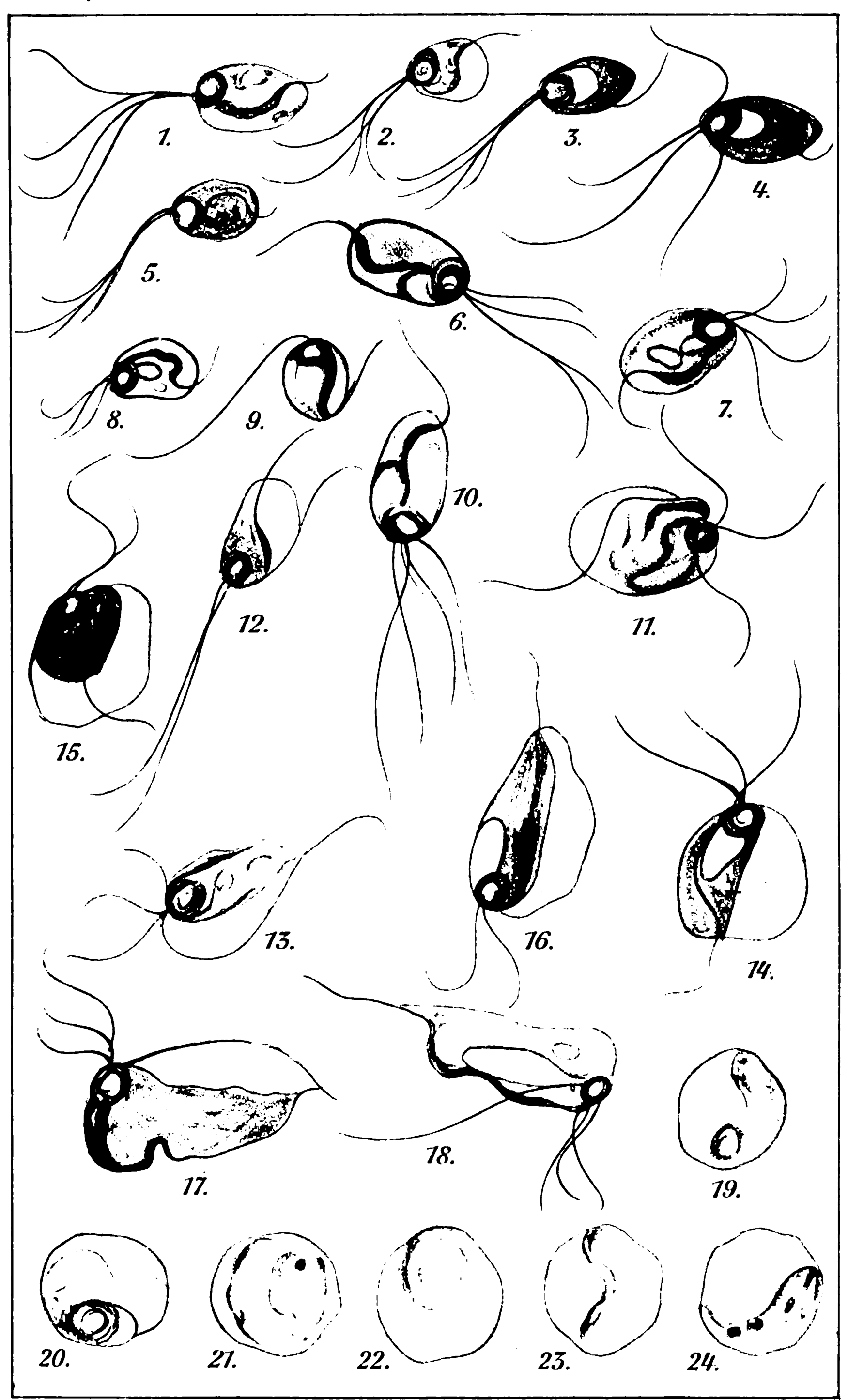
Verlag von Gust



Gustav Fischer in Jena
P. Weise, Lith., Jena



Chatterjee gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser Jena.



Chatterjee gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena





